N° d'enregistrement
au ~~C.N.R.S.~~ 1751

THÈSE de DOCTORAT d'ÉTAT
ès Sciences Naturelles

présentée

à l'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

par Monsieur Herrick Sydney EASTON

pour obtenir le grade de DOCTEUR ès SCIENCES

Sujet de la thèse :

Etude comparative d'effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de *Festuca pratensis* Huds.

soutenue le 26-11-1976

devant le jury composé de :

Mr J. GÉNERMONT	Président
Mme Y. DATTÉE	Examinateurs
Mr Y. DEMARLY	
Mr S. ESSAD	
Mr A. GALLAIS	

N° d'enregistrement
au C.N.R.S.

THÈSE de DOCTORAT d'ÉTAT
ès Sciences Naturelles

présentée

à l'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

par Monsieur Herrick Sydney EASTON

pour obtenir le grade de DOCTEUR ès SCIENCES

Sujet de la thèse :

Etude comparative d'effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de *Festuca pratensis* Huds.

soutenue le 1976

devant le jury composé de :

Mr J. GÉNERMONT	Président
Mme Y. DATTÉE	Examinateurs
Mr Y. DEMARLY	
Mr S. ESSAD	
Mr A. GALLAIS	

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

A la mémoire de CHARLOTTE EMMANUELLE.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548104_0007

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé à la Station d'Amélioration des Plantes Fourragères de Lusignan. Il a été possible grâce à une bourse ("Research Fellowship") du National Research Advisory Council de Nouvelle Zélande.

Monsieur P. MANSAT, Directeur, m'a accueilli à la Station de Lusignan et a mis à ma disposition les moyens nécessaires à mon travail. Il a résolu certains problèmes matériels, s'est toujours intéressé au déroulement de mon programme et m'a communiqué des données d'expériences réalisées par lui-même. Je l'en remercie vivement.

Monsieur le Professeur Y. DEMARLY a accepté de contrôler mon travail. La liberté et l'initiative de conception et d'interprétation qu'il m'a laissées ont été entières, mais son intérêt attentif et ses commentaires pertinents m'ont été précieux.

C'est à côté de Monsieur GALLAIS, maître de recherches à l'Institut National de la Recherche Agronomique, que j'ai eu le privilège de travailler. Son intérêt constant, ses nombreux conseils et ses discussions fructueuses m'ont été d'une valeur inestimable. En outre, son souci d'intégration de la recherche génétique dans l'amélioration pratique des plantes me sera toujours une inspiration.

Monsieur le Professeur J. GENERMONT a accepté de lire ce travail et de présider mon jury. Je l'en remercie très sincèrement.

Monsieur S. ESSAD, maître de recherches à l'Institut National de la Recherche Agronomique, membre de mon jury, m'a beaucoup aidé par ses commentaires sur mon texte dont une partie seulement rejoint ses propres intérêts. Je lui suis très reconnaissant.

Je remercie également Madame Y. DATTEE, maître assistant en génétique à l'Ecole Normale Supérieure, qui a accepté de lire et d'examiner ce texte.

Les conversations que j'ai pu avoir de temps à autre pendant mon séjour à Lusignan avec Monsieur P. GUY m'ont été d'un intérêt particulier. Ses commentaires sur mon travail ont été très appréciés.

J'ai également profité des commentaires de Monsieur M. GILLET. Je lui suis très reconnaissant.

Madame S. LENOBLE s'est chargée de mettre mieux au point l'expression de ce mémoire. Les anglicismes qui persistent témoignent de la difficulté de sa tâche.

Je suis très reconnaissant à Monsieur HUTIN et le personnel du Service de Contrôle des Semences de la Minière qui ont accepté de vérifier la ploïdie de nombreux lots de graines, et m'ont ainsi épargné beaucoup de travail.

./.

Madame Y. CAUDERON m'a reçu dans son laboratoire pendant une semaine pour m'apprendre des techniques cytologiques. Qu'elle en soit ici remerciée.

C'est avec Monsieur C. MILLIER de la Station de Biométrie de Champenoux, que j'ai discuté mes problèmes statistiques. Ses conseils et son intervention dans l'exécution de mes programmes m'ont été précieux. Je le remercie très sincèrement.

Madame M. BETIN, qui avait collaboré avec Monsieur P. MANSAT lors de la réalisation des essais dont les données m'ont été confiées, m'a beaucoup aidé par ses explications. Pendant mon travail j'ai bénéficié des conseils techniques de Monsieur C. MOUSSET et de la collaboration de Mademoiselle C. MŒUNIER. Qu'ils en soient ici remerciés.

J'ai bénéficié de l'accès à certains équipements du Lycée Agricole Xavier BERNARD, de Venours. J'en remercie la direction.

Pour réaliser ce stage j'ai dû prendre congé de la Station de Grasslands Division, DSIR, Nouvelle Zélande. Puis-je dire ici combien j'ai apprécié l'intérêt et les encouragements de notre Directeur R.W. BROUGHAM. Sa correspondance m'a rappelé que ma recherche devait trouver sa place dans l'agriculture.

Ma femme, Pamela, a partagé avec moi l'expérience de quatre années vécues en France. De sa part j'ai eu une collaboration technique occasionnelle mais surtout un soutien et un encouragement constants.

C'est pour nous deux que je remercie tous ceux qui nous ont entourés de leur amitié pendant notre séjour - le personnel et les stagiaires de l'I.N.R.A., nos voisins du hameau de Venours, et notre famille dans la Foi, la communauté protestante du canton.

ETUDE COMPARATIVE D'EFFETS GENETIQUES CHEZ DES PLANTES DIPLOIDES ET TETRAPLOIDES ISOGENIQUES DE FESTUCA PRATENSIS HUDS.

-:-:-:-:-:-

P L A N

-:-:-:-:-:-

page

AVANT-PROPOS.

PLAN.

LISTE DES TABLEAUX.

LISTE DES FIGURES.

INTRODUCTION. 1

CHAPITRE I : LES TETRAPLOIDES ARTIFICIELS, LEURS PARTICULARITES ET LEUR INTERET. 3

I.1 - Reconstitution de l'évolution d'espèces polyploïdes naturelles. 5

I.2 - Stabilisation d'hybrides entre espèces et sous-espèces. 6

I.3 - Déplacement de la moyenne des populations. 7

I.4 - Augmentation de la variabilité. 8

CHAPITRE II : LE MATERIEL VEGETAL. 11

II.1 - La fétuque des prés.

II.2 - La croissance d'une jeune plante de graminée. 13

II.3 - L'effet de la tétraploïdisation chez les Lolium et chez Festuca pratensis. 18

II.4 - La variabilité génétique dans des populations de graminées allogames. 23

CHAPITRE III : MATERIEL ET METHODES. 30

III.1 - Création du matériel. 31

III.2 - Conditions d'essai. 33

III.3 - Comparaison morphologique et analyse de croissance. 36

III.3.1. - Etude de la croissance et du développement des feuilles.

III.3.2. - Analyse de croissance.

L'expérimentation génétique.

III.4 - Le diallèle F_1. 39

III.5 - Le diallèle à partir d'autofécondations. 46

III.6 - Les croisements doubles. 54

III.7 - Le diallèle F_2. 60
III.8 - Comparaison des niveaux de consanguinité. 62
III.9 - Expérience de sélection.

CHAPITRE IV : LA GENETIQUE QUANTITATIVE - REFLEXIONS THEORIQUES. 65

IV.1 - Introduction.
IV.2 - La génétique des tétraploïdes : modèle métrique. 66
IV.2.1. - Le paramètre de HAYMAN. 68
IV.3 - Le modèle statistique. 71
IV.4 - Comparaison des variances diploïde et tétraploïde. 74
IV.4.1. - Equivalence des effets génétiques.
IV.4.2. - Dominance complète de l'un des allèles. 76
IV.4.3. - Dominance de duplex.
IV.4.4. - Effet du paramètre v. 79
IV.4.5. - Cas du multiallélisme. 81
IV.5 - Le problème de la consanguinité. 83
IV.5.1. - Resituation des paramètres.
IV.5.2. - Les relations d'identité. 84

CHAPITRE V : RESULTATS : EFFETS MOYENS DE LA PLOIDIE. 90

V.1 - Données cytologiques des tétraploïdes.
V.2 - Les moyennes des familles et des populations au stade de plantule. 92
V.3 - Le développement des feuilles. 94
V.4 - Analyse de croissance. 105
V.5 - Essai en microparcelles au champ. 118
V.6 - La variation intraparcellaire. 121

CHAPITRE VI: RESULTATS DES EXPERIENCES GENETIQUES. 124

VI.1 - Etude des niveaux de consanguinité.
VI.2 - Les analyses de variance. 139
VI.3 - Estimation des paramètres génétiques. 152
VI.4 - Les analyses de covariance entre caractères. 161
VI.5 - Relations entre familles correspondantes des deux niveaux de ploïdie. 163
VI.6 - L'expérience de sélection. 169
VI.7 - L'essai au champ. 174
VI.8 - Discussion des résultats génétiques. 177

CONCLUSION. 183

BIBLIOGRAPHIE.

TABLEAUX ANNEXES.

LISTE DES TABLEAUX.

-:-:-:-:-:-

Tableau II 1 - Moyennes des classes. Données de EASTON (1973). 21

III.1 - Analyse diallèle (d'après GRIFFING,1956 ; HAYMAN, 1954). 43

III.2 - Analyse diallèle : espérance des carrés moyens.

III.3 - Analyse du diallèle - les deux niveaux de ploïdie ensemble. 45

III.4a- Analyse du diallèle à partir d'autofécondations. 51

III.4b- Analyse du diallèle à partir d'autofécondations - espérance des carrés moyens. 52

III.5 - Analyse de croisements doubles entre six constituants d'après RAWLINGS et COCKERHAM (1962) et HILL (1964). 55

III.6 - Analyse de variance des croisements doubles tétraploïdes, première étape. 58

III.7 - Analyse de variance des croisements doubles tétraploïdes, deuxième étape. 59

III.8 - Générations utilisées pour l'étude des niveaux de consanguinité. 61

V.1 - Moyennes de caractères observés pour diverses expériences. 93

V.2a- Régression de la longueur des feuilles sur le temps. 95

V.2b- Analyse des régressions du tableau V.2a. 96

V.3 - Développement de feuilles successives. 102

V.4 - Longueur des feuilles - gaines et limbes.

V.5 - Données relevées lors des dernières récoltes de l'expérience de l'analyse de croissance. 106

V.6 - Coefficient de régression, sur le temps, du logarithme du poids sec. 107

V.7a- Analyse des variances associées à la régression, sur le temps, du logarithme du poids sec - régression sur jours. 108

V.7b- Analyse des variances associées à la régression, sur le temps, du logarithme du poids sec - régression sur degrés x jours. 109

V.8 - Part des gaines dans le poids sec (%). 113

V.9 - Coefficients de régression, sur le temps, du logarithme du poids sec pour les récoltes d'avant le stade de 6 feuilles.

V.10- Coefficients de régression, sur le temps, du logarithme du nombre de talles. 114

V.11- Coefficients de régression, sur le temps, du nombre de feuilles sur la talle principale.

Tableau V.12- Données de P. MANSAT relevées sur l'essai diallèle en microparcelles au champ. 119
V.13- Date d'épiaison des populations synthétiques III.
V.14- Coefficients de variation diploïdes et tétraploïdes de diverses expériences. 122

VI.1a- Etude des niveaux de consanguinité - diploïdes 126
VI.1b- Etude des niveaux de consanguinité - tétraploïdes. 127
VI.2 - Etude des niveaux de consanguinité - analyses de variance. 128
VI.3 - Etude des niveaux de consanguinité - estimations des composantes de variance. 129
VI.4 - Etude des niveaux de consanguinité - paramètres de structure. 130
VI.5 - Etude des niveaux de consanguinité - régression des moyennes des générations sur les coefficients de consanguinité. 133
VI.6 - Etude des niveaux de consanguinité - effet calculé dû à une génération d'autofécondation.
VI.7 - Etude des niveaux de consanguinité - corrélations des moyennes tétraploïdes avec le nombre d'allèles. 134
VI.8 - Etude des niveaux de consanguinité - corrélation chez les tétraploïdes entre les divers paramètres de structure. 135
VI.9 - Etude des niveaux de consanguinité - régression des moyennes des générations sur F. Données de LUNDQVIST (1966) sur seigle. 137
VI.10a- Analyse de variance du diallèle à partir d'autofécondations - diploïdes. 140
VI.10b- Analyse de variance du diallèle à partir d'autofécondations - tétraploïdes. 141
VI.10c- Analyse de variance du diallèle à partir d'autofécondations - estimations des variances. 142
VI.11- Analyse du diallèle à partir d'autofécondations - corrélations entre éléments diagonaux et les AGC. 143
VI.12- Analyse du diallèle à partir d'autofécondations - proportion de la somme des carrés totale des croisements, associée à différents facteurs.
VI.13- Analyse de variance des croisements doubles. 145
VI.14- Estimations des composantes de variance des croisements doubles. 146
VI.15- Analyse des familles F_2. 147
VI.16- Analyse des familles F_2 - estimation des paramètres.
VI.17- Analyse de variance et covariance diallèle des données de LUNDQVIST (1966) pour Secale cereale. 149

Tableau VI.18- Comparaison de diploïdes et tétraploïdes isogéniques de Agropyron cristatum - calculs de données de DEWEY (1969). 150

VI.19a- Analyse des covariances entre apparentés. Coefficients des paramètres d'espérance des carrés moyens et des covariances - diploïdes. 153

VI.19b- Analyse des covariances entre apparentés. Coefficients des paramètres d'espérance des carrés moyens et des covariances - tétraploïdes. 154

VI.20- Covariances entre apparentés - résultats principaux de l'analyse de régression progressive. 155

VI.21- Covariances entre apparentés - corrélations entre les coefficients des paramètres et les observations. 156

VI.22- Covariances entre apparentés - estimations de la variance additive. 159

VI.23- Analyse de covariance des trois expériences génétiques. 162

VI.24- Analyse factorielle diallèle, diploïdes et tétraploïdes ensemble. 164

VI.25- Analyse de covariances entre ploïdies - diallèle à partir d'autofécondations. 165

VI.26- Analyse de covariances entre ploïdies - croisements doubles 166

VI.27- Moyennes des familles issues de la sélection. 170

VI.28- Analyse de variance de l'expérience de sélection. 171

VI.29- Les paramètres des populations originales de la sélection. 172

VI.30- Expérience de sélection - analyse de covariance du phyllochrone et la longueur des feuilles.

VI.31- Analyse de variance et covariance diallèle de l'essai en microparcelles au champ. 175

VI.32a- Valeurs estimées des structures génétiques diploïdes et tétraploïdes de Secale cereale. Extrait de LUNDQVIST (1966). 180

VI.32b- Comparaisons entre ploïdies.

Liste des abréviations de caractères. 125

Tableaux annexes

Tableau A.1 - Effectifs des familles à partir d'autofécondations.

Tableau A.2 - Croisements doubles réalisés chez les tétraploïdes.

Tableau A.3 - Familles F_2 réalisées chez les tétraploïdes.

LISTE DES FIGURES.

-:-:-:-:-:-

Figure III.1 - Création du matériel génétique. 32

III.2 - Dispositif expérimental pour l'étude de plantules. 34

III.3 - Relations de parenté existant au sein du diallèle à partir d'autofécondations. 47

IV.1 - Evolution des variances avec les fréquences alléliques. Hypothèse de dominance simple. 77

IV.2 - Evolution des variances avec les fréquences alléliques. Hypothèse de dominance de duplex. 78

IV.3 - Evolution de la variance tétraploïde avec v. 80

V.1 - Croissance de feuilles diploïdes. 98

V.2 - Croissance de feuilles tétraploïdes. 99

V.3 - Apparition des organes dans le temps - diploïdes. 100

V.4 - Apparition des organes dans le temps - tétraploïdes.

V.5 - Période écoulée entre début de croissance des feuilles et apparition des ligules. 104

V.6 - Régression, sur le temps, du logarithme du poids sec. 110

V.7 - Régression, sur le temps, du nombre de feuilles sur la talle principale. 116

V.8 - Matière sèche par talle. 117

INTRODUCTION

-:-:-:-:-:-:-

Depuis que les travaux de GREGORY et MULLER en 1914 montrèrent le système tétraploïde qui réglait la disjonction des caractères des formes géantes de Primula sinensis, l'intérêt porté à ce phénomène n'a cessé de croître. On a trouvé que de nombreuses espèces, supposées diploïdes, présentaient un comportement génétique plus facilement expliqué en termes d'une méiose tétraploïde. La mise en évidence de la ségrégation pseudo-équationnelle (HALDANE, 1930) apporta encore un facteur d'intérêt.

L'application de techniques biométriques à l'étude des tétraploïdes fut développée par WRIGHT, MATHER et FISHER.

L'étude de populations tétraploïdes a donné une optique différente sur certains problèmes tels que l'hétérosis et son corollaire, l'effet néfaste de la consanguinité.

La création de polyploïdes artificiels par l'action de l'alcaloïde colchicine sur le mécanisme mitotique ouvrit un nouvel horizon aux sélectionneurs chargés d'améliorer nos cultures. Enfin, la possibilité de trouver des haploïdes, surtout après des croisements interspécifiques, ou de les créer par la culture d'anthères, complète la gamme. Il est permis d'espérer descendre et remonter l'échelle à volonté, contrôlant ainsi le niveau d'hétérozygotie dans le matériel et permettant une étude intéressante des effets des gènes.

Pour les polyploïdes artificiels il y a maintenant de longues années d'expérience, mal documentée probablement puisque les échecs sont moins souvent publiés que les réussites. Mais il convient de constater, comme cela a déjà été fait il y a longtemps, que les progrès escomptés n'ont été réalisés qu'en partie.

Le sélectionneur qui entreprend un travail avec les tétraploïdes artificiels doit d'abord choisir son matériel diploïde à traiter. Malgré des progrès, le doublement des chromosomes est une manipulation assez lourde et on doit donc tirer le meilleur parti du matériel qu'on crée. Le programme de sélection qui suit la création des tétraploïdes doit prendre en considération la variabilité disponible, sa composition et l'évolution qu'il peut y avoir au fur des générations successives.

/

Bien que les polyploïdes naturels et artificiels aient retenu l'attention des sélectionneurs, et bien que les études théoriques, assez compliquées à réaliser, aient progressé, il n'y a encore que peu de données expérimentales sur la génétique quantitative des tétraploïdes.

La comparaison de tétraploïdes induits avec leurs analogues diploïdes isogéniques peut donner des renseignements génétiques sur l'action et l'interaction des gènes à deux niveaux de ploïdie différents (LUNDQVIST, 1966), et fournira au sélectionneur des informations pratiques sur les effets de la tétraploïdisation de son matériel.

Le travail dont nous rendons compte ici tente d'élucider les différents effets du passage du niveau diploïde au niveau tétraploïde chez une graminée fourragère, la fétuque des prés, Festuca pratensis Huds.

./.

CHAPITRE I

-:-:-:-:-:-

LES TETRAPLOIDES ARTIFICIELS, LEURS PARTICULARITES ET LEUR INTERET

-:-:-:-:-:-

L'originalité des polyploïdes réside dans l'existence dans leur complément génétique, non pas de deux jeux de chromosomes homologues, ou génomes, comme chez les diploïdes, mais de plusieurs. STEBBINS (1947, 1950) et ESSAD (1957) ont discuté les divers aspects de la polyploïdie.

Une distinction est faite entre les autopolyploïdes et les allopolyploïdes. Le premier terme désigne une plante qui porte, dans le cas des tétraploïdes par exemple, quatre génomes homologues dont les chromosomes correspondants peuvent s'apparier au hasard et former des chiasmas. Le terme d'allopolyploïdie désigne la situation où on constate que les chromosomes correspondants des différents génomes ne s'apparient pas au hasard, que chacun a son partenaire unique, bien que les génomes soient morphologiquement similaires. Les espèces allopolyploïdes sont très nombreuses parmi les végétaux, et en particulier parmi les graminées.

En réalité il est souvent difficile de classer une espèce comme étant l'un ou l'autre. Il fut un temps où on supposait que la formation ou non de multivalents à la méiose était un indice d'autopolyploïdie. Mais il y a des cas où l'appariement se fait au hasard mais toujours en paires, par exemple chez Lotus corniculatus (DAWSON, 1941) ; et peut-être d'autres où des associations observées de plusieurs chromosomes ne sont pas soudées par des chiasmas efficaces.

Chez certaines espèces, et peut-être pour la plupart des réputées autopolyploïdes naturelles, certains des groupes de chromosomes s'apparient au hasard et d'autres de façon plus ou moins préférentielle, allant jusqu'au comportement diploïde. Cette situation est appelée allopolyploïdie segmentaire. Il est possible que Lotus corniculatus que nous venons de citer comme autotétraploïde soit de ce type (TOME et JOHNSON, 1943, cité par STEBBINS, 1950). Certains, et notamment STEBBINS, ont été amenés à mettre en cause l'existence dans la nature de vrais autopolyploïdes. En fait le nombre de variables (nombre de loci, mode de méiose, taux de ségrégation pseudo-équationnelle, mode de dominance, classe de génotype) pouvant intervenir est si élevé qu'il est très difficile expérimentalement de retenir pour un cas donné une hypothèse de contrôle parmi les autres.

/

Une méiose autopolyploïde entraîne des changements profonds dans le comportement génétique et, plutôt que des observations cytologiques, ce fut le désaccord de certaines descendances avec des rapports mendéliens qui occasionna la découverte du phénomène.

Non seulement les rapports mendéliens sont changés, mais il intervient dans la génétique d'un caractère des facteurs complètement nouveaux par rapport à l'état diploïde. Ainsi il y a deux ou même plus de classes de gamètes, pour un locus donné, plusieurs classes d'hétérozygotes et une incidence sur les disjonctions de la position d'un gène sur le chromosome et du taux de crossing-over. L'association dans un gamète de deux gènes à chaque locus fait qu'une génération de panmixie ne suffit pas à réaliser l'équilibre panmictique ou à supprimer la consanguinité.

Les modalités de la méiose tétraploïde ont été bien décrites à divers endroits. Après les travaux de MATHER et de HALDANE, DEMARLY (1963) donne un développement plus récent.

Beaucoup d'espèces d'importance agronomique sont tétraploïdes, surtout parmi les graminées. Sont notamment jugées largement autotétraploïdes parmi les plantes fourragères la luzerne (Medicago sativa) et le dactyle (Dactylis glomerata). Certaines espèces semblent exister à plus d'un niveau de ploïdie, notamment la fétuque élevée, Festuca arundinacea (JADAS-HECART et GILLET, 1964) et l'espèce qui nous concerne, la fétuque des prés, F. pratensis (BORRILL, TYLER et LLOYD-JONES, 1971).

Depuis qu'on sait doubler les chromosomes, des tétraploïdes ont été créés chez beaucoup d'espèces et des variétés mises à la disposition des cultivateurs. Pour les plantes fourragères, les plus importantes réussites ont été obtenues chez les ray-grass anglais et d'Italie (Lolium spp.) et le trèfle violet (Trifolium pratense).

Les problèmes de manipulation de ces tétraploïdes artificiels (notamment une forte baisse de fertilité souvent observée) et les résultats aléatoires obtenus ont amené certains (STEBBINS, par exemple, 1950, 1956) à formuler les conditions favorables à la réussite d'un tétraploïde. Les espèces les plus susceptibles de réagir favorablement seraient allogames et pérennes avec au départ un faible nombre de chromosomes. STEBBINS suggère aussi que les réussites sont à attendre plutôt quand il s'agit de doubler l'hybride entre deux écotypes disparates, voire deux sous-espèces.

Les tétraploïdes artificiels sont intéressants à plusieurs titres.

I.1. RECONSTITUTION DE L'EVOLUTION D'ESPECES POLYPLOIDES NATURELLES.

C'est chez le blé, allopolyploïde, qu'on est allé le plus loin dans l'étude de l'évolution d'une espèce végétale moderne. L'hybridation d'espèces parentes et le doublement du complément chromosomique ont permis d'identifier les différents génomes, de préciser leurs origines et leurs parentés avec les génomes d'autres espèces. La fétuque élevée, Festuca arundinacea, plante fourragère normalement allohexaploïde, a été étudiée d'une façon similaire.

Un intéressant apport à ces études est la démonstration chez les autopolyploïdes artificiels d'une évolution du caractère de la méiose. Avec quatre génomes homologues dans le noyau (le cas des autotétraploïdes), l'appariement des chromosomes à la première métaphase n'est pas toujours régulier, et il y a des chromosomes non appariés (univalents) ou des groupes de trois ou quatre chromosomes (multivalents) qui à l'anaphase peuvent entraîner une répartition inégale des chromosomes, d'où la production de gamètes, et donc de zygotes, aneuploïdes. Or, chez plusieurs espèces a été observée une nette diminution du nombre d'aneuploïdes dans la descendance après quelques générations (3-10) (par exemple, GILLES et RANDOLPH, 1951) ; à un certain degré la méiose se régularise. Il faut noter aussi qu'aucune évolution n'a été observée dans d'autres cas (MORRISON et RAJHATHY, 1960), tout comme le dactyle, Dactylis glomerata, vieille espèce autotétraploïde, a une méiose assez irrégulière (MUNTZING, 1937). Une régularisation peut se faire de deux façons (voir discussion de GUL HOSSAIN et MOORE, 1975). Ou bien il y a une augmentation de la fréquence de quadrivalents et parmi eux, des configurations favorables à une répartition égale des chromosomes (situation pouvant se produire chez le seigle selon HAZARIKA et REES, 1967) ; ou bien ce sont les bivalents qui augmentent en fréquence. (Parmi d'autres exemples citons ceux du maïs, GILLES et RANDOLPH, 1951, et de Pennisetum typhoides, JAUHAR, 1970). Dans le premier cas le caractère autotétraploïde s'affirme, dans le second la méiose commence à ressembler à celle d'un allotétraploïde. Cette tendance vers la formation de bivalents peut être due à la sélection de gènes qui l'imposent, l'appariement des quatre chromosomes se faisant toujours au hasard. Ou d'autre part il peut y avoir de petites aberrations dans les chromosomes, des inversions, qui font qu'ils se répartissent de préférence en paires qui seraient toujours les mêmes. Une diploïdisation est ainsi accomplie (SYBENGA, 1969, 1973).

Ces observations sont à considérer à côté de la constatation que les génomes des allopolyploïdes sont souvent moins disparates qu'on ne le pensait. Il est connu que l'appariement diploïde chez le blé est réglé par un gène identifié. Chez la fétuque élevée a récemment été proposé (JAUHAR, 1975), un gène qui, homozygote, impose la méiose diploïde. L'état hétérozygote de ce gène ou son absence permet la formation de multivalents.

En fait, STEBBINS a longtemps soutenu que les espèces allotétraploïdes proviennent du doublement d'hybrides stériles ou mal adaptés, et que les vrais autotétraploïdes sont rares dans la nature. Mais d'autres (HARLAN et WET, 1975) considèrent qu'un doublement suivi de diploïdisation ou hybridation serait plus vraisemblable. Ce sont, d'ailleurs, ses opinions sur les polyploïdes naturels qui ont amené STEBBINS à sa conclusion que la tétraploïdisation artificielle serait plus apte à réussir quand il s'agit d'un croisement éloigné. Tout comme la manipulation des artificiels éclaire notre considération des naturels, de même l'expérience chez les naturels aide à prévoir les résultats à attendre des artificiels. Considérant que l'autopolyploïdie a joué un rôle non négligeable dans l'évolution des espèces végétales, nous aurions une optique plus optimiste que celle de STEBBINS sur la possibilité de réussite des autotétraploïdes créés au sein d'une population.

I.2. STABILISATION D'HYBRIDES ENTRE ESPECES ET SOUS-ESPECES.

Il reste vrai que l'une des applications importantes de la tétraploïdisation en amélioration des plantes est dans les travaux d'hybridation. Les hybrides entre génotypes disparates, en particulier entre individus d'espèces différentes, sont souvent vigoureux, mais stériles. Le doublement des chromosomes permet alors un regain de fertilité. L'issue de cette manipulation est un allotétraploïde.

Il a été noté (LEWIS, 1967) que l'hybride stérile est analogue à un haploïde et que la plante doublée est homozygote. Sa vigueur est peut-être maintenue par des interactions entre loci concernant le même caractère sur les différents génomes ; mais pour un locus donné la plante est homozygote et sa descendance en autofécondation ou en F_1 sera homogène. Il y a peut-être là un test de l'homologie des génomes.

Cette même homozygotie de fait se retrouvera dans le cas où, bien que l'hybride ait une certaine fertilité, il y a assez de différenciation entre les génomes pour imposer, au niveau tétraploïde, un appariement préférentiel. Un tel hybride fut observé par MUNTZING (1932, cité par ESSAD, 1957) entre Galeopsis pubescens et G. speciosa, où cependant le tétraploïde ne fut pas

réalisé par un simple doublement des chromosomes.

I.3. DEPLACEMENT DE LA MOYENNE DES POPULATIONS.

Un sélectionneur cherchant à créer des variétés améliorées de son espèce peut espérer un progrès en doublant les chromosomes, pour diverses raisons.

I.3.1. Avec la même gamme de variation et les mêmes rapports entre gènes, la moyenne de la population peut être déplacée. Supposant un locus à effet quantitatif avec deux allèles équi-fréquents ayant entre eux une relation de simple dominance, l'homozygote récessif sera beaucoup plus rare au niveau tétraploïde qu'au niveau diploïde. L'allèle récessif ayant une fréquence q, le rapport sera, si les populations sont en équilibre panmictique, de q^4 à q^2. Une plus forte proportion de la population aura donc au niveau tétraploïde le phénotype dominant. La comparaison de moyennes, avec l'étude de différents systèmes de dominance, a été poursuivie par OPSAHL (1964). Que la situation soit beaucoup moins simple que ne le suppose ce raisonnement est affirmé par le fait que la tétraploïdisation ne se soit pas davantage imposée en amélioration des plantes.

I.3.2. Les caractères gigas souvent remarqués chez les tétraploïdes et attribués à l'augmentation du volume des cellules peuvent avoir un intérêt. Les tendances générales ont été résumées par STEBBINS (1950). Chez les fleurs, les plantes tétraploïdes spontanées ont été longtemps repérées et multipliées pour profiter de leurs inflorescences plus grandes et plus durables. Chez les graminées, on observe des talles et des feuilles plus fortes et plus longues et des graines plus grosses. En revanche, l'initiation de nouvelles feuilles et talles est plus lente. Les grosses graines, qui peuvent aussi être plus riches en protéines, présentent un intérêt chez les céréales mais des variétés tétraploïdes de seigle ont parfois connu une résistance de la part des meuniers qui n'ont pas voulu adapter leur équipement. Chez les graminées fourragères l'avantage de la grosseur des organes est souvent limité par la lenteur de développement. La grosse graine favorisant un bon départ de la plantule et les forts organes, appréciables surtout au stade jeune, peuvent être avantageux pour une variété vouée au semis d'automne et à l'exploitation hivernale, un ray-grass d'Italie semé "entre deux maïs", par exemple. Le bel aspect vert des jeunes plantules peut aussi plaire aux yeux de l'utilisateur et favoriser l'adoption d'une variété tétraploïde.

Les grandes cellules des tétraploïdes entraînent un plus grand rapport cytoplasme/paroi cellulaire, et ceci résulte chez les plantes fourragères en une diminution de la teneur en matière sèche, ce qui amenuise l'effet des forts organes. Mais, dans cette matière sèche il y a une augmentation des protéines et des glucides solubles par rapport à la cellulose, ce qui peut être avantageux.

Avec le développement plus lent, la date de floraison aussi peut être modifiée, généralement vers la tardivité.

I.3.3. Associée à ce déplacement de l'équilibre du contenu cellulaire, il y a souvent une modification du comportement vis à vis des accidents. Ainsi la tétraploïdie peut modifier la résistance au froid ou à certaines maladies.

I.4. AUGMENTATION DE LA VARIABILITE.

La possibilité de réunir dans un même zygote quatre allèles différents fait penser à d'éventuelles interactions d'ordre élevé, et aux effets qu'elles pourraient avoir sur la variation de la population. On peut concevoir des génotypes qui, avec ces interactions, sortent de la gamme connue chez les diploïdes. Inversement, certains ont vu chez les tétraploïdes l'avantage d'une stabilisation des structures génétiques.

Il faut garder à l'esprit le fait du passage entre les générations. De nombreuses études (par exemple EMECZ, BAILEY et MALINOVSZKY,1975) ont comparé la variance diploïde avec celle des plantes issues directement de la tétraploïdisation, la population C_0, c'est-à-dire les plantes qui ont été passées par la colchicine. Or, outre le problème de mixoploïdie que nous reprendrons plus loin, une telle génération a une structure génétique très particulière. Possédant deux exemplaires identiques de chaque chromosome dont elles étaient dotées à l'état diploïde, toutes les plantes sont ou homozygotes ou duplex à tous les loci. Il y a une correspondance exacte entre les individus diploïdes et leurs analogues tétraploïdes, et il ne serait pas surprenant que les variances des deux populations soient sensiblement les mêmes.

Le sélectionneur qui a ainsi créé son matériel doit procéder à des générations de multiplication pour extérioriser la structure de variance propre à la population tétraploïde. Nous supposerons que les allèles sont nombreux, que les plantes diploïdes d'origine sont toutes hétérozygotes et donc que les tétraploïdes sont toutes duplex. Après la première génération de multiplication le déséquilibre panmictique sera encore grand. Selon la notion de recombinaison

./.

gamétique (GALLAIS, 1974), à un locus donné, chaque génération à partir de la C_1 (la première génération de graines formée après la tétraploïdisation) formera des gamètes dont le tiers contiendront l'une des associations d'allèles présentes dans la génération gamétique précédente. Ainsi la C_3 sera formée par la rencontre (au hasard dans le cas de panmixie) de gamètes dont 1/27 = 4 % posséderont toujours deux allèles identiques et 2/27 posséderont encore une paire d'allèles différents mais déjà associés dans les plantes-mères duplex. Presque 80 % des zygotes C_3 auront été formés par deux gamètes recombinés, et cette génération représentera assez bien une population tétraploïde équilibrée, laquelle sera atteinte de façon asymptotique.

Supposons un locus à deux allèles gouvernant un caractère quantitatif où l'écart entre les phénotypes des homozygotes est le même aux deux niveaux de ploïdie et où les hétérozygotes s'étalent régulièrement dans l'intervalle. Nous pouvons essayer de prévoir l'effet sur la variance. Si les deux allèles, A et a, ont les fréquences p et q, où p + q = 1, les populations en équilibre ont les distributions suivantes :

DIPLOIDE

génotype	AA	Aa	aa
fréquence	p^2	2pq	q^2

TETRAPLOIDE

génotype	AAAA	AAAa	AAaa	Aaaa	aaaa
fréquence	p^4	$4p^3q$	$6p^2q^2$	$4pq^3$	q^4

p et q étant inférieures à 1, les homozygotes sont beaucoup plus rares parmi les tétraploïdes que parmi les diploïdes et, la gamme étant la même, les génotypes tétraploïdes sont plus groupés autour de la moyenne ; la variance est donc moindre.

Nous considérerons ce raisonnement en plus grand détail plus loin et nous verrons les effets d'un départ des conditions supposées. Il suffit ici de noter que si nos conditions sont réunies il y aura une réduction de la variance, une sorte d'inertie génétique chez les tétraploïdes. Si un sélectionneur se propose d'introduire une variation nouvelle dans son matériel, il doit espérer que les rapports entre gènes ne seront plus les mêmes (que l'écart entre les homozygotes aura augmenté, par exemple, ou que les effets de dominance auront changé) ou que les zygotes complexes qui réunissent 3 ou 4 allèles à un locus dépasseront la gamme diploïde.

./.

A cet égard il y a deux façons de penser. Si on considère les génotypes duplex comme étant équivalents aux hétérozygotes chez les diploïdes, les trigéniques et tétragéniques se présentent alors comme ayant une hétérozygotie supplémentaire. En revanche, un tétragénique peut être considéré comme ayant l'hétérozygotie maximum, tout comme l'hétérozygote diploïde, et que tout autre génotype tétraploïde, ayant deux allèles ou plus identiques, est consanguin et donc faible. La tétraploïdie n'apporterait alors rien.

A l'inverse de cette recherche de variabilité nouvelle, d'autres auteurs ont vu dans "l'inertie génétique" des tétraploïdes et la lenteur de leur évolution vers l'homozygotie, ou l'équilibre, selon le système de multiplication, un avantage pour la sélection.

Pour les espèces naturellement tétraploïdes, CHASE (1963,64) proposa "l'amélioration analytique". Pour les autopolyploïdes (la pomme de terre, 1963) comme pour les allopolyploïdes (le cotonnier, le blé, 1964), cet auteur envisagea un passage par le niveau diploïde ("dihaploïde"), permettant une recombinaison et une sélection rapides, suivi de la restauration à l'état tétraploïde du matériel ainsi amélioré. Une telle proposition suppose un parallélisme entre la valeur des génotypes aux deux niveaux de ploïdie.

Des propositions similaires ont aussi été avancées pour les tétraploïdes artificiels. MANSAT et PICARD (1966 ; voir aussi MANSAT, 1970) analysèrent le proccessus de la création variétale. Une phase de choix de matériel et de sélection est suivie d'une phase de recombinaison lors de la multiplication de la population. Selon ces auteurs les avantages que présente l'état diploïde, la facilité de manipulation et la rapidité de réponse à la sélection, correspondent à la première phase, tandis que la lenteur d'évolution qui caractérise l'état tétraploïde et la possibilité d'une augmentation progressive de l'hétérozygotie (DEMARLY, 1963) seraient mises en valeur pendant la seconde phase. MANSAT et PICARD proposèrent donc une amélioration génétique du matériel au niveau diploïde avant la tétraploïdisation et la multiplication variétale. Le parallélisme entre les niveaux de ploïdie que suppose ce schéma fut étudié pour les populations de ray-grass (Lolium hybride) et de trèfle violet (Trifolium pratense).

Beaucoup d'hypothèses ont donc été avancées sur les avantages qu'on peut attendre du passage au niveau tétraploïde. Les seules conclusions que nous pouvons tirer avec quelque confiance sont que la prévision des effets de la tétraploïdisation est très aléatoire, et que même après doublement la génération C_0 ne permet que de noter l'effet direct de la taille des cellules. Seules les données expérimentales relevées sur des générations ultérieures permettent de savoir si le doublement des chromosomes est une voie prometteuse pour un matériel donné.

CHAPITRE II

-:-:-:-:-:-

LE MATERIEL VEGETAL

-:-:-:-:-:-

II.1. LA FETUQUE DES PRES.

La fétuque des prés, Festuca pratensis Huds., est une graminée à 14 chromosomes, membre d'un genre qui comprend toute une série de niveaux de ploïdie, allant jusqu'au décaploïde avec 70 chromosomes (BORRILL, TYLER et LLOYD-JONES, 1971). Présente dans beaucoup de prairies naturelles, elle pousse bien en été, résiste au froid et à l'inondation et est favorisée par une terre fertile, fraîche et humide et un régime de pâturage. Il y a eu des programmes de sélection de la fétuque des prés et des variétés sont disponibles sur le marché français mais en conditions intensives, surtout avec un régime de fauche, et avec un déficit hydrique estival d'autres espèces font mieux et elle est aujourd'hui peu semée. C'est sans doute à sa résistance au froid et à sa croissance estivale que la fétuque des prés doit sa position, avec la fléole, d'espèce de première importance dans les pays nordiques.

Classée dans le genre Festuca à cause de la forme de son inflorescence, la fétuque des prés est difficile à distinguer, au stade végétatif, du ray-grass anglais, Lolium perenne. Les deux espèces ont le même port, la même forme des feuilles. PATEL et COOPER (1961) réalisèrent une étude de la croissance de plantules de plusieurs variétés de Lolium et de Phleum spp, et d'une variété de F. pratensis, en serre à plusieurs époques de l'année. Pour la vitesse d'apparition des feuilles, la présence ou non d'une talle à l'aisselle du coléoptile, le nombre de talles à un stade donné, les groupes Lolium et Phleum se distinguaient nettement mais la fétuque des prés se présenta comme encore une variété (extrême, il est vrai) de Lolium.

Dans un récent travail de REES et DALE (1974) une évolution observée dans le système génétique des Lolium (nombre de chiasmas, leur répartition sur le chromosome, la variabilité de plusieurs caractères), en passant progressivement des écotypes les plus pérennes aux types annuels, fut retrouvée dans tous ses détails chez F. pratensis.

SIMONSEN (1973, 1975) étudia la méiose chez L. perenne et F. pratensis aux niveaux diploïde et autotétraploïde, et trouva une grande similitude entre

elles. Il y avait néanmoins une plus grande régularité de la méiose au niveau tétraploïde chez la fétuque des prés que chez le ray-grass. Une variabilité dans ce caractère fut d'ailleurs observée entre génotypes d'une même espèce.

Parmi les divers croisements intergénériques Lolium-Festuca qui ont été tentés, ceux entre F. pratensis et L. perenne ou L. multiflorum sont parmi les plus régulièrement réussis. Dès 19 33 JENKIN chercha à réunir la rusticité de la fétuque avec le bon départ au semis et la forte productivité du ray-grass. Les espèces parentes ayant le même nombre de chromosomes, l'hybride est vigoureux quoique stérile et d'autres auteurs ont trouvé qu'après doublement des chromosomes la forme tétraploïde (ou amphidiploïde) retrouve une certaine fertilité.

Déjà dans la nature se trouvent des plantes diploïdes ou triploïdes, de type intermédiaire entre F. pratensis et L. perenne et qui sont désignées Festulolium ou Festuca loliacea. Par ces croisements entre ces deux espèces suivis de doublements et de rétrocroisements, on a pu recréer les divers types intermédiaires observés.

Depuis JENKIN, beaucoup d'autres chercheurs (MYERS, ESSAD, WIT) ont étudié ces hybrides et l'intérêt est encore vif comme le témoigne une séance largement consacrée au sujet à une réunion récente d'Eucarpia, l'Association Européenne pour l'Amélioration des Plantes (Wageningen, 1973).

ESSAD (1956, 1962) étudia les deux espèces, F. pratensis et L. perenne, des hybrides entre elles et divers rétrocroisements. Pour plusieurs caractères morphologiques l'hybride se plaça entre les deux espèces. Les chromosomes de F. pratensis étaient un peu plus longs que ceux de L. perenne mais l'étude du caryotype montra une correspondance entre eux. Bien que stérile l'hybride manifesta un appariement des chromosomes presque aussi parfait que chez les espèces ; et chez le tétraploïde fertile, où donc il y avait deux génomes de chaque espèce, il n'y eut pas d'évidence d'un appariement préférentiel.

ESSAD conclut que la stérilité observée dans l'hybride n'est pas due à une non-homologie des génomes mais à une organisation adaptée des relations entre gènes qui a évolué indépendamment dans chaque espèce et qui rend déséquilibrés les gamètes ou les zygotes ultérieurs à la F_1 comportant des éléments incomplets des génomes. Cette même notion d'organisation intégrée de gènes fut proposée par LERNER (1954) pour expliquer les effets débilitants de la consanguinité, et DEMARLY (1971) y fit appel en élaborant la construction évolutive de linkats.

KHATIB-CHAHIDI (1966) aussi étudia les générations issues du croisement entre L. perenne et F. pratensis. Il observa une homologie importante des chromosomes et avança des hypothèses qui cherchaient à expliquer les différences observées.

CREMADES et BEAN (1975) dans une étude de la mise à fleurs et de la production de graines des deux espèces et de leur hybride, tous au niveau tétraploïde, trouvèrent, comme ESSAD au niveau diploïde, que l'hybride était intermédiaire entre les espèces pour les caractères étudiés.

Outre les comportements cytologiques, NITZSCHE (1972) observa la gamme de variabilité pour plusieurs caractères morphologiques chez F. pratensis, L. multiflorum et leur hybride. Parmi les individus hybrides il trouva des types Festuca, des types L. multiflorum et d'autres qu'il classifia comme types L. perenne. NITZSCHE proposa donc que L. perenne aurait évolué de ce croisement.

Notons enfin que certains caractères monofactoriels tels qu'une coloration à la base des talles se disjoignent dans les deux espèces et dans l'hybride où ils permettent de suivre le sort des génomes (par exemple, JENKIN, 1955 ; ESSAD, 1962).

L'incidence de toutes ces observations sur le système de classification des graminées a été discutée par des personnes compétentes en la matière. Elles n'ont pas toutes une interprétation aussi poussée que NITZSCHE. Nous nous contenterons d'observer que le mécanisme chromosomique, l'organisation du système génétique, la morphologie et le rythme de pousse ainsi que leurs variabilités sont tous comparables entre F. pratensis et les Lolium, surtout L. perenne.

Les très nombreuses études faites chez les Lolium pourront donc nous servir de comparaison quand nous considérerons nos données recueillies chez la fétuque des prés, espèce beaucoup moins travaillée.

II.2. LA CROISSANCE D'UNE JEUNE PLANTE DE GRAMINEE.

Parmi les expériences réalisées sur la fétuque des prés, nous avons déjà cité celle de PATEL et COOPER (1961). La fétuque fut plus lente à se développer que les écotypes de ray-grass (anglais et d'Italie) mais ne se détacha pas de leur gamme de variabilité et l'évolution de son rythme au cours de l'année fut la même. D'autres études sur cette espèce sont celles de NILSSON (1934)

sur la fertilité, de BOSEMARK (1957) sur les chromosomes accessoires, de LUNDQVIST sur l'autoincompatibilité, de LANGER (1958 ; LANGER, RYLE et JEWISS, 1964) qui trouva que ses observations sur le développement de la plante chez d'autres espèces, Phleum pratense notamment, étaient valables pour F. pratensis,et de GILLET (1969, 1970) qui étudia la vie de la plante du semis à la mise à fleurs en conditions naturelles.

La connaissance que nous avons du développement végétatif d'une plante de graminée est le fruit du travail de divers auteurs et a été résumée par JEWISS (1965) et par GILLET (1970). Nous rappelons ici les principaux aspects. L'apex, qui de la germination au début de la montaison reste au ras du sol pour les espèces qui nous concernent, est formé d'une zone méristématique qui élabore de façon acropète des ébauches foliaires, chacune formant un croissant autour de l'apex. Ces ébauches restent inactives pendant un temps qui varie avec l'espèce et le milieu, de sorte qu'il y a toujours plusieurs ébauches inactives sur un apex, et puis se mettent à croître. Une zone méristématique se divise en deux et développe d'une part une partie distale, le limbe de la feuille, et d'autre part s'éloigne de l'apex en formant une partie proximale. La deuxième phase est plus tardive que la première mais les deux périodes se recouvrent plus ou moins selon l'espèce. La portion proximale, la gaine, entoure l'apex et la feuille suivante ne pourra être vue que lorsqu'elle en sortira. La ligule de la feuille est formée à côté de la zone méristématique, c'est-à-dire à la séparation entre le limbe et la gaine.

Le limbe ne poussera plus après la sortie de la ligule (c'est-à-dire son émergence de la gaine précédente qui l'entoure). La gaine s'allongera encore de quelques millimètres. En conditions constantes et tant que dure le stade végétatif, chaque limbe de feuille est plus long que le précédent. Une chute de température ou un autre accident peut cependant faire qu'une feuille ait un limbe raccourci par rapport à la précédente. Mais il est rare qu'une gaine de feuille soit moins longue que celles qui la précèdent ; dans un tel cas la ligule n'arrive pas à sortir.

L'ensemble d'un apex et de ses feuilles successives constitue une talle. Le nombre de feuilles en train de croître à la fois sur une même talle varie dans des limites étroites avec l'espèce et le milieu. Pour L. perenne il n'y en a jamais plus de deux.

Il est évident, l'apex étant entouré de gaines successives, qu'on ne peut suivre ni l'élaboration des ébauches foliaires ni le début de croissance de celles-ci sans faire des dissections destructives d'une série de plantes.

Pour suivre une talle donnée on doit se contenter de noter l'apparition de l'extrémité d'une feuille qui sort de la gaine précédente. On peut également noter la sortie de la ligule.

L'intervalle de temps entre l'élaboration de deux ébauches foliaires successives est le plastochrone, tandis que le temps qui sépare la sortie visible de deux feuilles est le phyllochrone. Celui-ci n'est pas forcément égal à celui-là mais le reflète. En conditions uniformes de température et d'illumination, le phyllochrone est constant dans la vie d'une talle.

Le nombre de feuilles vivantes sur une talle augmente au début de sa vie mais arrive à une limite puisque les vieilles feuilles meurent au même rythme qu'apparaissent les nouvelles.

A l'aisselle de chaque feuille se trouve une ébauche qui peut se développer en un apex, dont la façon de construire une talle sera tout à fait celle de la talle-mère. Le tallage est une caractéristique importante des graminées, augmentant les sites de production des graines chez les types annuels, et assurant la persistance des types pérennes. Chez les graminées à rhizomes ou stolons, telles que les agrostides, la jeune talle perce la gaine de la feuille qui l'entoure. Mais chez les graminées à touffes, telles que L. perenne et F. pratensis, la talle reste entre les gaines des feuilles supérieure et inférieure et n'est visible que lorsqu'elle apparaît au niveau de la ligule de celle-ci.

Chaque talle élaborant des feuilles, aux aisselles desquelles s'initient de nouvelles talles, le nombre de talles augmente de façon exponentielle. Le taux d'augmentation dépend de deux facteurs. La vitesse d'apparition des feuilles sur une talle détermine le nombre de lieux potentiels de tallage. Il reste une variation de la réalisation de ce potentiel. En fait, bien qu'il y ait toujours une ébauche présente, élaborée avant l'élongation de la feuille, elle peut rester inactive et, suivant le milieu, l'espèce et l'écotype, le tallage peut commencer dès la première feuille d'une talle-mère ou attendre la seconde, troisième, même la sixième feuille avant que n'apparaisse une talle-fille. Chez certaines espèces, et notamment L. perenne, remarquable pour sa vigueur de tallage, une proportion des plantes élaborent une talle à l'aisselle du coléoptile. Le travail de PATEL et COOPER met bien en évidence cette différence entre espèces.

Le délai entre la sortie d'une feuille et l'apparition d'une talle à son aisselle peut aussi varier un peu. Chez les Lolium, l'apparition de la première talle primaire correspond grossièrement à la sortie de la quatrième feuille sur la talle principale, ou autrement dit le délai équivaut à trois phyllochrones.

/

La plantule qui se développe à la germination étant nourrie par l'endosperme, sa croissance est en partie contrôlée par le caractère de la graine et donc de la plante-mère. Beaucoup d'auteurs ont pu montrer une influence du poids de la graine sur la vigueur à la germination et à la levée et sur la croissance des jeunes plantes.

COCKS et DONALD (1973) sur Hordeum leporinum et L. rigidum et ARNOTT (1975) sur L. perenne ont réalisé des études détaillées de la croissance pendant la période de germination et de levée. Ils trouvèrent tous que l'endosperme était assez vite épuisé (8-12 jours après l'humidification des graines pour leurs essais), et que l'influence du poids des graines s'exprimait pendant ce temps-là et ne subsistait que par arrière-effet.

Cet effet est important en semis normal car les plantes prenant un bon départ réussissent mieux à s'installer dans des conditions de compétition. Mais en conditions expérimentales la compétition ne joue pas et en mesurant des caractères qui ne dépendent pas de l'histoire antérieure de la plante, tels que le phyllochrone, ou le logarithme de l'augmentation du nombre de talles ou du poids sec, l'influence du poids des graines peut être écartée.

THOMAS (1966) étudia la corrélation à l'intérieur de six populations de L. perenne entre divers caractères de plantules et le poids des graines. Les corrélations furent significatives mais diminuaient avec le développement des plantes Ainsi l'effet sur le phyllochrone devint insignifiant à partir de la feuille 3, et sur la longueur des feuilles à partir des feuilles 4 ou 5.

Cette même diminution de l'influence de la graine fut observée sur trois espèces par HAYES (1975).

La durée de vie d'une talle et les relations de dépendance entre talles ont été étudiées par LANGER et par GILLET. Elles n'ont pas d'incidence sur nos expériences qui n'ont concerné que les quelques premières semaines de la vie des plantes.

L'initiation et la croissance des feuilles et des talles, étudiées d'abord en conditions contrôlées, sont sensibles au milieu. C'est MITCHELL (1953a,b, 1956) qui a fait les premières recherches systématiques dans ce domaine. Il semble que la vitesse d'apparition des feuilles, la longueur des feuilles et le tallage soient tous influencés par l'intensité lumineuse et la température. Pour la température il y a un optimum autour de 25°C pour l'apparition des feuilles, un peu moins pour le tallage. Selon MITCHELL les effets de température et d'intensité de lumière sont immédiats. Un changement de régime modifie sans délai le rythme de croissance. ./.

L'incidence de la température et de sa périodicité sur le rendement en matière sèche et ses composantes fut étudiée par BREEVERS et COOPER (1964).

L'effet de la photopériode, qui ne peut varier sans entraîner des changements en énergie reçue ou en intensité lumineuse, est plus controversé et il est difficile de dégager des conclusions générales. Il y a interaction entre la photopériode et la température (MITCHELL et LUCANUS, 1962).

En conditions moins contrôlées (serre non illuminée et non chauffée) ou naturelles (plein air) l'intensité lumineuse, la photopériode et la température varient ensemble. Le rythme de la photopériode est décalé un peu de celui de la température avec l'intensité lumineuse entre les deux, mais pendant les périodes printanière et automnale, les trois évoluent dans le même sens.

PATEL et COOPER, déjà cités, étudièrent plusieurs populations de Phleum et de Lolium, et une de F. pratensis dans une serre chauffée un peu l'hiver. Des semis échelonnés leur permirent de suivre les effets saisonniers sur le développement des plantes. Pour la longueur du phyllochrone et le nombre de talles à un stade donné (nombre de talles présentes à la sortie de la sixième feuille sur la talle principale), les auteurs calculèrent des régressions sur la température moyenne et sur la photopériode. Pour les deux caractères, et pour toutes les expériences semées, seule la régression sur la photopériode fut significative. Elle donna en plus une bonne prévision pour des expériences semées dans les années suivantes. Dans cette série d'expériences la température moyenne journalière fut rarement inférieure à 15°C et ne dépassa pas 20°C. Il faut remarquer aussi qu'en serre une moyenne journalière peut cacher une forte variation dans la journée.

GILLET étudia la croissance après un semis d'automne en plein air de jeunes plantes de fétuque des prés. La variation de la vitesse de sortie des feuilles fut exprimée pour une large part par une fonction linéaire de la température, laquelle fonction ne variait pas beaucoup d'une date de semis à une autre. C'était donc la température de l'instant qui gouvernait le phyllochrone. En revanche une variation résiduelle sembla être fonction des conditions de lumière au moment où aurait commencé le développement de la talle concernée. Au stade végétatif l'apparition de nouvelles talles suivait celle des feuilles avec plus ou moins de retard, manifesté par le nombre de feuilles sans talle à l'aisselle. C'étaient les conditions de l'instant qui réglaient cette vitesse, et il y avait des indications d'effets nuisibles de températures trop fortes.

Les conclusions de GILLET diffèrent donc un peu de celles de MITCHELL (travail en conditions contrôlées) et de PATEL et COOPER (travail en serre).

Notons que dans les travaux de GILLET comme dans ceux de PATEL et COOPER, la première talle primaire se trouva normalement à l'aisselle de la première feuille de la talle principale. GILLET se basa sur ce fait pour dénombrer les feuilles apparues sur de grandes plantes dont les premières feuilles étaient disparues.

Il existe donc un ensemble d'informations sur la jeune plante de graminée. Le phyllochrone est un caractère bien défini dont la constance dans le temps témoigne d'un contrôle physiologique assez strict. La longueur des feuilles varie avec le développement de la talle, mais d'une manière régulière. Le nombre de talles que porte la plante à un stade donné reflète une réalisation par la plante du potentiel de tallage que sont les ébauches formées à l'aisselle des feuilles à un moment bien antérieur.

Cette élaboration de la touffe n'est point aléatoire. Non seulement l'initiation des feuilles et des talles suit-elle un rythme contrôlé mais les relations spatiales entre talles sont elles-mêmes ordonnées (GILLET et TINCHANT, 1963), reflet d'une certaine symétrie bilatérale de l'apex (GALLAIS, 1963,1968).

Les premières études furent réalisées sur plantes isolées. GILLET étudia des plantes rapprochées sur une ligne. La croissance en gazon introduit quelques nouveautés (HUNT et BROUGHAM, 1966 ; ROBSON, 1973) mais le schéma présenté ci-dessus reste valable comme information de base.

II.3. L'EFFET DE LA TETRAPLOIDISATION CHEZ LES LOLIUM ET CHEZ FESTUCA PRATENSIS.

Ce fut MYERS (1939a) qui réalisa le premier une tétraploïdisation du ray-grass anglais. L. perenne et F. pratensis étant des espèces allogames et pérennes à nombre limité de chromosomes (2 = 14), utilisées pour une production élevée d'organes végétatifs, on peut penser qu'elles remplissent les conditions supposées favorables à l'intérêt d'une tétraploïdisation (WIT, 1959). Depuis les expériences de MYERS, les Lolium ont été ainsi manipulés par diverses équipes, aux Pays Bas, en Grande Bretagne, Nouvelle Zélande, France, Union Soviétique et dans doute presque partout ailleurs où ce genre a une importance agronomique.

La plupart des doublements semblent avoir été effectués par trempage de graines ou de graines germées dans une solution de colchicine. La durée et la concentration de traitement optimums ainsi que le stade de germination varient avec le matériel. On peut aussi traiter les talles de plantes préalablement choisies. Ce dernier moyen est souvent employé pour le doublement d'hybrides stériles (par exemple ESSAD, 1962). Les techniques de doublement font toujours l'objet

d'une expérimentation (MORGAN, 1976).

Après traitement de graines il y a un pourcentage de plantules aberrantes, et dès les travaux de MYERS il fut observé que c'est parmi ces plantes anormales qu'on trouve le plus de sujets doublés et donc en pratique un tri à l'oeil est souvent fait avant les comptages.

Les plantes touchées par la colchicine sont généralement mixoploïdes, c'est-à-dire ayant des secteurs, ou même des cellules dans un même tissu, à niveaux de ploïdie différents. La propagation végétative suivie d'un tri cytologique des éclats permet d'isoler des secteurs dominés par un niveau de ploïdie. Mais il est difficile d'être sûr d'avoir complètement épuré le matériel. Ainsi HILL et MYERS (1944) trouvèrent que pour certains clones il subsistait des secteurs diploïdes dans du matériel qui était passé par sept générations de propagation et de tri pour l'état tétraploïde. Ces auteurs ne trouvèrent pas de concurrence déséquilibrée entre types de cellules mais mentionnèrent que d'autres chercheurs avaient trouvé que les cellules diploïdes arrivaient parfois à éliminer les tétraploïdes. Dans le matériel de HILL et MYERS, la plupart des inflorescences furent d'un seul niveau de ploïdie mais il y eut des exceptions ; en particulier des cas où un côté était diploïde, l'autre tétraploïde. Un cas extrême aurait porté des anthères mixoploïdes. De telles anthères furent également observées par AHLOOWALIA (1967). Néanmoins cet auteur parvint à isoler à partir des plantes traitées des secteurs qui ne donnèrent que des descendances tétraploïdes.

Avec traitement optimum WIT et SPECKMAN (1954, 1955) purent récupérer des éclats tétraploïdes pour à peu près 10 % des graines traitées, ayant rejeté sans même les observer cytologiquement une proportion de plantes qui n'avaient pas une apparence aberrante. AHLOOWALIA (1967) trouva un résultat similaire mais qui varia selon les variétés traitées.

Par contre, après une multiplication sexuée et un tri dans la descendance, l'autotétraploïde semble être stable. Parmi 191 individus de L. perenne et 251 de F. pratensis, pris dans des populations C_2 tétraploïdes, SIMONSEN (1973, 1975) ne trouva aucun noyau diploïde. Sur 49 individus C_3 de Lolium hybride contrôlés par nous-même (EASTON, 1973) aucun ne fut diploïde.

Un programme de tétraploïdisation n'est donc achevé qu'après vérification cytologique à la génération C_1.

./.

Les résultats de doublement signalés par diverses équipes (voir WIT, 1959) sont assez uniformes et conformes aux effets observés chez d'autres graminées (le seigle notamment, espèce beaucoup travaillée dans ce domaine ; voir par exemple WEXELSEN, AASTVEIT et BRAGDØ, 1961). Les graines sont plus grosses, les talles et les feuilles plus longues et plus larges, quoique sortant moins vite. La teneur en matière sèche est diminuée (le contenu en eau augmenté). Il a été observé une baisse moyenne de la résistance au froid et à la rouille (MYERS, 1947 ; WIT et SPECKMANN, 1954 ; WIT, 1958) mais il existe certaines plantes qui sont bonnes pour ces qualités et la sélection peut être efficace (WIT, 1959). Il y a également des modifications de la teneur en divers constituants chimiques. Le rendement en matière sèche des tétraploïdes est égal ou inférieur à celui des diploïdes, mais il y a souvent une réponse encourageante à la sélection (WIT et SPECKMANN, 1955 ; WIT, 1958, 1959).

Une étude détaillée fut réalisée par EVANS (1967) sur le ray-grass Westerwold, L. multiflorum f.s. Westerwoldicum. Une population diploïde de cette sous-espèce et une population tétraploïde qui en était issue, furent étudiées au stade jeune. La population tétraploïde était probablement d'une génération avancée (C_3+). Les graines tétraploïdes furent deux fois plus lourdes que les diploïdes, un avantage presque maintenu pour les racines et la partie aérienne à l'apparition de la ligule de la deuxième feuille mais diminué à la sortie de la sixième. Le nombre de talles à stade égal fut le même, le nombre de jours pour atteindre un stade donné légèrement augmenté. La vitesse relative de croissance fut moindre chez les tétraploïdes que chez les diploïdes, pour la période où la plante vit sur l'endosperme (0-2 feuilles) comme pour son développement ultérieur (2-6 feuilles).

A stade égal les racines tétraploïdes furent plus longues, plus larges et aussi plus nombreuses. Les feuilles tétraploïdes furent plus longues et plus larges. La seconde feuille comprit un plus fort pourcentage de mésophylle et moins d'épiderme chez les tétraploïdes, différence non retrouvée à la sixième feuille. Il y eut aussi une indication de moins de tissu vasculaire et de sclérenchyme. Les cellules de mésophylle et d'épiderme furent plus grandes dans toutes leurs dimensions, le volume étant presque doublé. Les apex furent plus grands aussi, uniquement à cause de la taille des cellules. Les stomates furent plus longs chez les tétraploïdes mais, contrairement aux observations de SPECKMANN, POST et DIJKSTRA (1965) sur L. perenne et L. multiflorum, de façon insuffisante pour servir de moyen de tri.

Pour illustrer les effets de la tétraploïdisation nous reprenons au tableau II.1 des données que nous avons déjà publiées (EASTON, 1973). Elles

TABLEAU II. 1

MOYENNES DES CLASSES

Données de EASTON (1973)

	Diploïde	Eutétraploïde	Hypoploïde	Hyperploïde
Jours entre les sorties				
des feuilles 1 et 4	18,6	19,2	19,3	19,3
des feuilles 4 et 7	15,8	16,8**	16,9	16,7
Nombre de talles				
au stade 5 feuilles	4,5	4,4	3,8*	4,8
au stade 7 feuilles	14,4	15,2	13,3*	16,0
à la récolte	68,8	58,5*	50,3*	55,7
Longueur totale des feuilles 3 à 5 (cm)	29,9	40,5***	38,1	42,0
Poids des racines g	1,25	1,75**	1,20***	1,56
Poids des gaines g	0,86	1,08**	0,82	1,12
Poids des limbes g	1,19	1,50***	1,21**	1,57
Poids de gaine/talle mg	13,4	18,7	15,9	-
Poids de limbe/talle mg	18,0	26,1	25,0	-

La récolte eut lieu 58 jours après le semis.

*, **, *** différences significatives aux seuils de 5%, 1%, 0,1% respectivement.

Moyennes eutétraploïdes testées contre celles des diploïdes ;

des aneuploïdes contre celles des eutétraploïdes.

furent relevées sur une population de Lolium hybride, (L. perenne x L. multiflorum) x L. perenne, et une population C_3 qui en était issue. La population tétraploïde avait subi une certaine sélection depuis sa création. Ce cultivar est pérenne. Notons en passant qu'il ne semble pas que la pérennité soit un facteur important pour la réussite de la tétraploïdisation chez Lolium. Des variétés tétraploïdes des types italiens et même westerwold ont été mises sur le marché.

Ainsi que les effets du doublement des chromosomes, ces données mettent en évidence les variations au niveau tétraploïde dues à l'aneuploïdie. Des 49 plantes contrôlées, 12 % furent hyperploïdes, 45 % euploïdes et 43 % hypoploïdes. Si la plante tolère un ou deux chromosomes supplémentaires, le manque d'un chromosome entraîne une perte de vigueur. Tandis que le niveau diploïde manifeste des feuilles plus petites mais plus rapides à sortir, l'hypoploïde par rapport au tétraploïde possède des feuilles plus petites et plus lentes à sortir. L'hypoploïdie ne peut donc être considérée comme une condition intermédiaire. Bien qu'il y ait trois jeux complets de chromosomes, le déséquilibre dans le quatrième génome se répercute sur le phénotype.

L'aneuploïdie chez les Lolium tétraploïdes fut étudiée par AHLOOWALIA (1971). Des familles différentes C_1 manifestèrent des taux différents d'aneuploïdie mais toutes moins que les 55 % que nous observâmes nous-même. Dans le matériel d'AHLOOWALIA les aneuploïdes ne se distinguèrent pas des euploïdes par leur morphologie mais furent moins fertiles. AHLOOWALIA proposa que les gamètes aneuploïdes ne viendraient que du parent femelle.

L'effet d'aneuploïdie chez une population tétraploïde de ray-grass fut aussi observé par BARCLAY et ARMSTRONG (1966). Jusqu'à 45 % d'aneuploïdie fut observée dans certaines familles. Les graines aneuploïdes furent plus légères.

Ces observations sont conformes à celles relevées sur d'autres espèces, y compris des espèces naturellement autotétraploïdes (MUNTZING, 1936).

SIMONSEN (1973, 1975) observa nettement moins d'aneuploïdes dans une population tétraploïde C_2 de F. pratensis (28 %) que chez un matériel similaire de L. perenne (48 %). Cependant la variation observée à l'intérieur des espèces exige la prudence quand on veut faire une comparaison entre elles.

Chez F. pratensis SIMONSEN (1975) observa moins de variation intergénotypique en fréquence de chiasma au niveau tétraploïde que diploïde et le taux moyen fut légèrement inférieur au double du diploïde. Des multivalents furent présents mais le nombre de bivalents fut nettement plus élevé que prévu à partir

d'une association au hasard des chromosomes. Les quadrivalents se disjoignirent avec bonne régularité. Ayant observé le taux d'aneuploïdie chez les zygotes et chez les gamètes, SIMONSEN proposa, comme AHLOOWALIA, que l'aneuploïdie viendrait des gamètes femelles. Il conclut aussi à une élimination importante de jeunes zygotes hypoploïdes (avortement d'embryons, mortalité à la germination).

Le rendement en matière sèche de plantes isolées fut moindre pour les tétraploïdes que pour les diploïdes, et moindre encore pour les aneuploïdes, ce dernier effet étant le plus grand. La gamme de variation de rendement des deux niveaux de ploïdie fut la même. Il n'y avait pas d'effet significatif sur la date d'épiaison, les tétraploïdes étant légèrement plus précoces. SIMONSEN avait déjà trouvé ce dernier résultat chez L. perenne (1973). Il contredit ainsi presque toutes les autres études comparatives publiées, lesquelles ont souvent été relatives à des générations tétraploïdes moins avancées.

Les études des tétraploïdes chez les Lolium et F. pratensis sont conformes donc en ce qui concerne les transformations morphologiques à celles d'autres espèces de graminées ; et en ce qui concerne le comportement mitotique aux observations sur certains autotétraploïdes naturels, notamment Dactylis glomerata (MUNTZING, 1936).

II.4. LA VARIABILITE GENETIQUE DANS DES POPULATIONS DE GRAMINEES ALLOGAMES.

Parmi les graminées la génétique des caractères quantitatifs, comme des caractères simples, a été le plus étudiée chez les céréales, le blé, l'orge, le seigle, le maïs. L'étude et la sélection des plantes fourragères sont plus récentes et la création en 1919 de la station galloise de sélection à Aberystwyth en fut une étape importante.

Diploïdes et allogames, les espèces de Lolium et F. pratensis se sont montrées comparables à des espèces très étudiées telles que les drosophiles. Il a été vite constaté que la consanguinité entraîne une baisse de vigueur (NILSSON, 1934) et qu'il y a une variabilité importante à l'intérieur des familles.

Par des travaux analogues à ceux réalisés sur le maïs (SPRAGUE et TATUM, 1942), les aptitudes générale (AGC) et spécifique (ASC) à la combinaison furent étudiées chez les graminées fourragères. TORRIE (1957) trouva que le rapport AGC/ASC était beaucoup diminué chez L. perenne après sélection. FEJER (1960) observa que la variance de l'AGC était la plus importante pour le rendement quoique la réponse à la sélection ait été lente. CORKILL (1956) appliqua la

formule de WRIGHT (1922) à des populations synthétiques, toujours chez le ray-grass anglais, et trouva que l'effet de la consanguinité était régulier, ce qui permit de prévoir, à partir de la descendance d'une autofécondation et de l'AGC, l'évolution de ces populations.

COOPER (1959a,b,c, 1960) a réalisé une étude en profondeur de la variabilité au sein de deux populations de L. perenne. L'essentiel de son travail porte sur la date d'épiaison. Pour ce caractère la plus grande partie de la variabilité observée est génétique, et dans cette variabilité génétique la fraction prépondérante est additive, c'est-à-dire directement apportée par un géniteur à l'ensemble de sa descendance. La réponse à la sélection fut très nette et après trois générations de sélection à partir d'un effectif restreint, la variabilité était aussi large qu'au début, sans que soit augmentée la variance non génétique. Une réponse continue à la sélection pendant cinq générations a permis à COOPER de créer des sous-populations qui dépassaient la gamme de variabilité de celles de départ. COOPER en conclut que les plantes de départ avaient été très hétérozygotes. Il y avait néanmoins une baisse de fertilité dans les familles ainsi obtenues. Diverses mesures faites sur l'épi manifestèrent la même structure de variabilité et il n'y avait pas de corrélations entre elles et la date d'épiaison.

COOPER et EDWARDS (1961) avec deux populations de L. perenne et une de L. multiflorum, étudièrent la variabilité de plusieurs mesures sur les plantules pendant les quelques premières semaines après la germination. Regardant d'abord la répétabilité des caractères, ils ont trouvé que l'intervalle entre les sorties de deux feuilles successives variait trop sur une talle, mais que la somme de trois périodes phyllochroniques était bien répétable d'une talle à une autre sur la même plante. Les dimensions des feuilles manifestaient une bonne répétabilité entre feuilles sur une même talle, entre talles et entre éclats d'un clone dans des milieux différents.

Pour les dimensions des feuilles, le phyllochrone, le nombre de talles et le poids de matière sèche, ces auteurs observèrent une variabilité additive importante, autant chez une variété sélectionnée que chez les vieilles souches de pays. Il y avait peut-être une variance non génétique plus importante que pour la date d'épiaison. La proportion de la variabilité totale qui était génétique additive (l'héritabilité au sens étroit) se montrait plus importante pour le phyllochrone que pour la longueur des feuilles. Il y avait des interactions famille-date de semis mais elles étaient peu significatives par rapport à la structure globale. Des corrélations positives au niveau du phénotype existaient entre les différents caractères, mais entre la vitesse d'apparition des feuilles (l'inverse du phyllochrone) et la longueur des feuilles, la corrélation génétique

fut négative (-0,4 à -0,7 selon la population).

Une sélection fut entreprise pour ces deux caractères (EDWARDS et COOPER, 1963) dans les deux sens chez les deux populations de L. perenne. Pour la vitesse d'apparition des feuilles une héritabilité d'environ 60 % fut réalisée. La corrélation génétique négative déjà observée fut retrouvée. Une sélection sur la longueur des feuilles a entraîné une réponse en la vitesse d'apparition de celles-ci dans les deux populations, et une sélection sur le phyllochrone a eu des incidences sur la dimension des feuilles, très significatives pour une population, à peine discernables pour l'autre.

COOPER et EDWARDS conclurent que pour ces caractères de plantule, comme pour la date d'épiaison, il y a une variabilité additive importante et la plupart des plantes sont très hétérozygotes aux loci concernés.

EDWARDS (1967a) étudia de plus près la corrélation négative entre la vitesse d'apparition des feuilles et leur longueur. La longueur d'une feuille est le produit de deux composantes : la vitesse et la durée de sa croissance. Pour les trois populations étudiées par COOPER et EDWARDS, EDWARDS observa que le démarrage de croissance d'une feuille correspond assez étroitement à l'arrêt de croissance de l'avant-dernière avant elle sur la talle, c'est-à-dire de celle qui la précède du même côté de l'apex. Il y a donc, pour ces espèces, toujours presque exactement deux feuilles qui poussent à un moment donné sur une talle. Le phyllochrone est étroitement lié à la durée de croissance des feuilles. La longueur des feuilles et leur vitesse d'apparition ne seraient donc indépendantes l'une de l'autre que lorsque varie la vitesse d'élongation.

EDWARDS (1967b) a maintenu à la cinquième génération la sélection entreprise avec COOPER. Les réponses directes et corrélées furent faibles au delà de trois cycles. Les feuilles plus longues avaient toujours une durée de croissance plus grande et une élongation plus rapide. Dans l'une des populations une sélection sur le phyllochrone avait changé la durée de croissance des feuilles mais cet effet était compensé par des différences de vitesse d'élongation et la longueur des feuilles n'avait pas évolué.

EDWARDS (1970) réalisa ensuite le diallèle des quatre sous-populations (2 caractères sélectionnés x 2 sens) pour l'une des populations de départ. La composante principale de la variance était toujours l'additivité mais furent également mises en évidence des interactions génétiques et, surtout pour la vitesse d'apparition des feuilles, des différences entre croisements réciproques.

BEDDOWS, BREESE et LEWIS (1962) étudièrent l'hérédité de la vigueur de plantules très jeunes. La longueur de la première feuille s'est avérée être sous le contrôle du seul parent ovule.

HAYWARD et BREESE (1966, 1968 ; HAYWARD, 1967) réalisèrent une série d'études sur la variation existant entre des vieilles populations de L. perenne. Pour les divers caractères étudiés, dont le nombre de feuilles et de talles sur les jeunes plantules et la longueur de la cinquième feuille, l'additivité comprenait la majeure partie de la variabilité, avec des effets d'interaction et réciproques néanmoins présents. La date d'épiaison et le rendement en matière sèche se comportaient de façon analogue.

Ces études furent réalisées à partir de croisements diallèles entre populations, chaque population étant représentée par cinq plantes qui participèrent aux croisements. La variabilité entre les plantes d'une même population utilisées comme parents fut étudiée par la suite par HAYWARD et NSOWAH (1969). Pour les mesures sur feuilles l'additivité fut toujours l'effet principal mais l'effet spécifique de la plante-mère joua et fut très important dans l'hérédité du tallage.

THOMAS (1967) trouva des résultats semblables avec un matériel différent pour des croisements entre populations. Cet auteur étudia aussi le contrôle génétique du coéfficient de variation des croisements pour la surface foliaire et pour le nombre de talles sur plantules, ainsi que pour le poids des graines (1969a). Là aussi un modèle additif suffit à expliquer la majeure partie de la variabilité. Malgré une interaction génotype-milieu, la structure globale de l'hérédité fut la même en différents milieux (1969b).

EDWARDS et EMARA (1970) étudièrent la variabilité à l'intérieur d'une vieille population de L. multiflorum. Chez les plantules, l'effet additif était important pour tous les caractères étudiés ; l'effet maternel (jamais supérieur à 10 % de la variance) diminuait avec l'âge de la plante, tandis que les interactions entre parents (effets non additifs) augmentaient. L'héritabilité prévue pour le phyllochrone et pour la longueur de la sixième feuille fut d'environ 25 %. Par contre le nombre de talles subissait toujours une influence maternelle importante. Les auteurs l'interprétèrent comme une fonction de l'augmentation logarithmique du nombre de talles et de l'effet majeur d'un départ précoce du tallage.

EMARA et EDWARDS (1971) créèrent ensuite une descendance biparentale (deux parents, leur F_1, les deux rétrocroisements et la F_2). Un tel ensemble permet selon un schéma dû à MATHER (1949 ; MATHER et JINKS, 1971) la détection de différentes composantes de la variabilité. Dans le matériel de L. multiflorum

étudié par EMARA et EDWARDS l'interaction non allélique ne fut pas significative pour les dimensions des feuilles mais le fut pour leur vitesse d'apparition. L'importance de ces interactions tendait à augmenter avec l'âge, comme l'avait indiqué l'étude déjà citée.

HAYWARD et LAWRENCE (1970) étudièrent la variation à l'intérieur d'une population préalablement sélectionnée pour le rendement. Une variabilité additive s'est manifestée pour la longueur des feuilles mais pas pour leur vitesse d'apparition. Il y avait d'importants effets maternels.

THOMAS (1973) et RHODES (1973) trouvèrent que le port des plantes,comme la date d'épiaison et les caractères de plantule, présentait un contrôle génétique largement additif.

Les différences observées dans beaucoup de ces études entre croisements réciproques ont suggéré un effet propre du parent ovule, et donc peut-être un effet du cytoplasme. BREESE, HAYWARD et THOMAS (1965) mirent ceci en évidence chez L. perenne en sélectionnant à l'intérieur des clones multipliés végétativement des cytotypes à vitesses de tallage très diverses. Certaines populations seulement ont manifesté ce phénomène.

EMARA (1970) trouva que les effets maternels observés chez des croisements de L. multiflorum ne persistaient pas à la génération suivante, sauf pour la vitesse de tallage, le caractère étudié par BREESE et al.

Si les effets du plasmone sont très intéressants, l'effet le plus simple et le plus largement reconnu de la mère est le bon départ apporté à la plantule par une grosse graine. Nous avons déjà discuté cet effet. Observé de façon générale lors de comparaisons entre espèces, il fut étudié chez L. perenne par THOMAS (1966). La corrélation entre le poids de la graine et la longueur des feuilles ou le phyllochrone diminuait progressivement avec l'âge de la plante pour disparaître à partir de la quatrième feuille. Elle fut, à un stade donné, plus importante pour la longueur des feuilles que pour leur vitesse d'apparition. Le nombre de talles conservait plus longtemps une corrélation significative et au stade de six feuilles elle était de 0,26.

HAYWARD et LAWRENCE (1972) aussi étudièrent les effets maternels, dans une population restreinte sélectionnée de L. perenne. La grosseur des graines avait une corrélation phénotypique avec tous les caractères observés au stade jeune, sauf la longueur des feuilles. Cette observation est donc en contradiction avec celle de THOMAS. Mais l'influence de la mère allait bien au delà de l'effet

du poids des graines. L'information apportée par les nombreuses corrélations calculées par ces auteurs est malheureusement limitée par la faiblesse de l'effectif étudié.

De cet ensemble de travaux exécutés par les chercheurs de la station galloise d'Aberystwyth et dont les implications ont été discutées par BREESE et HAYWARD (1970, 1972) et BREESE (1973), il apparaît que les diverses populations de L. perenne et L. multiflorum étudiées sont très hétérozygotes et que la majeure partie de l'hérédité peut être assimilée à un modèle additif, ceci pour les caractères de plantule comme pour les caractères d'adultes. Cette additivité de la variation coexiste avec une sensibilité à la consanguinité. En outre, mais moins importants, il y a des effets maternels et d'interaction, les premiers décroissant et les derniers augmentant avec l'âge de la plante. Là où des interactions génotype-milieu ont été mises en évidence, elles n'ont pas changé la structure globale de la variance.

Des résultats similaires ont été signalés par ROBISON et THOMAS (1963), DUNN et WRIGHT (1970) et MISHRA et DROLSOM (1972) pour le brome (Bromus inermis), par KALTON et LEFFEL (1955) et PARKER (1968) pour le dactyle, et par LATTER (1965, 1971) pour Phalaris tuberosa.

Chez la fétuque des prés, LEWIS (1974) a pu sélectionner dans deux variétés pour une amélioration du rendement en graines (13 et 20 %), sans entraîner de changements en d'autres caractères. L'existence de variétés qui diffèrent pour la date d'épiaison, le port, la persistance, témoigne d'une sélection efficace, naturelle ou consciente, et donc d'une variabilité. Néanmoins la fétuque des prés est considérée comme une espèce relativement peu variable (GILLET et JADAS-HECART, 1970).

L'étude des caractères de plantule présente au moins trois intérêts. Le caractère peut être intéressant en lui-même (KNEEBONE, 1972). McWILLIAM et LATTER (1970) ont sélectionné pour la vigueur de germination dans le but d'améliorer la vitesse d'implantation chez Ph. tuberosa. En second lieu les caractères de plantule sont parfois liés à des caractères d'adulte d'intérêt agronomique. HAYWARD et BREESE (1968), RHODES (1970) et LATTER (1971) ont trouvé de telles corrélations, surtout pour le rendement en première année. GALLAIS (1972) a trouvé que la longueur des feuilles (caractère qui présente une bonne répétabilité dans la vie d'une plante) pouvait participer à un indice de prévision du rendement du dactyle en parcelle, surtout au printemps. MANSAT (1970) et HAYWARD (1975) ont trouvé le même effet chez L. perenne. Ces corrélations permettent un tri précoce

d'un grand effectif avec des tests ultérieurs plus directs sur les individus ou familles retenus.

Les caractères de plantule présentent enfin l'intérêt d'être révélateurs de la structure génétique de la population. A partir d'expériences facilement et rapidement réalisables sur les plantules, le sélectionneur peut prévoir la variabilité à attendre pour les caractères observés sur les plantes adultes.

CHAPITRE III

-:-:-:-:-:-:-

MATERIEL ET METHODES

-:-:-:-:-:-:-

Dans la majorité des travaux publiés comparant des diploïdes et tétraploïdes, le matériel tétraploïde, s'il est issu de la population diploïde, l'est de façon aléatoire (par exemple EVANS 1967 ; EASTON, 1973 ; SIMONSEN, 1973, 1975). Des plantes ou des graines diploïdes, prises au hasard ou non, sont traitées à la colchicine. Des graines traitées, seulement 10 % donneront des souches tétraploïdes, et on a observé une variation génétique de l'aptitude au doublement (AHLOOWALIA, 1967). Il y a souvent aussi un tri morphologique avant le comptage des chromosomes (WIT, 1954). L'occasion pour un biais de l'échantillonage du matériel diploïde est donc considérable.

Pour être sûr que les différences observées entre deux populations sont dues au niveau de ploïdie, il faut que le contenu génétique en soit le même. Ceci est le cas pour un matériel isogénique, des éclats diploïde et tétraploïde du même clone, ou leurs descendances. Pour certaines espèces il est possible de travailler avec des lignées homozygotes (LUNDQVIST, 1966).

Ainsi qu'une appréciation mieux contrôlée de l'effet moyen du niveau de ploïdie, l'étude d'un matériel isogénique permet d'observer d'éventuelles corrélations entre génotypes correspondants aux deux niveaux. L'intérêt de pouvoir choisir des géniteurs diploïdes aptes à la tétraploïdisation a déjà été évoqué dans l'introduction de ce mémoire.

Des études sur matériel isogénique ont été réalisées sur Lycopersicum spp par LINDSTROM (1935) ; sur Lolium spp par SULLIVAN et MYERS (1939), MYERS (1945) et MANSAT et PICARD (1966) ; sur Linum usitatissimum par PANDEY (1956) ; sur Trifolium pratense par SJØTHETH (1959), VESTED (1960), MANSAT et PICARD (1966), PICARD et BERTHAULT (1966), ODINTSOVA (1971), PICARD (1975) et MAITRE (1975) ; sur Hordeum sp par NORDENSKIOLD (cité par MANSAT et PICARD, 1966) ; sur Secale cereale par LUNDQVIST (1966) ; sur Agropyron cristatum par DEWEY (1969) ; sur Cucumis melo par DUMAS de VAULX (1974) ; et sur des souches diploïdes de Medicago sativa par KHOSROWCHAHLI(1974). Parmi les espèces naturellement tétraploïdes, un matériel isogénique diploïde ("polyhaploïde") et tétraploïde a été étudié

chez Solanum tuberosum et Solanum hybride par ROWE (1967a,b) et chez Medicago sativa par OBAJIMI et BINGHAM (1973) et par DUNBIER, ESKEW, BINGHAM et SCHRADER (1975).

L'étude de MYERS a concerné la méiose. Celle de PANDEY et de DUNBIER et al se sont bornées à l'observation de l'effet moyen de la ploïdie et étaient basées sur un matériel insuffisant pour le calcul de corrélations. Les travaux de LINDSTROM, PANDEY, PICARD et BERTHAULT, ODINTSOVA, PICARD, DEWEY, KHOSROWCHAHLI, ROWE (1967b) et DUNBIER et al ont compris une multiplication sexuée et l'observation de familles tétraploïdes avancées ; les autres n'ont regardé que les clones C_0.

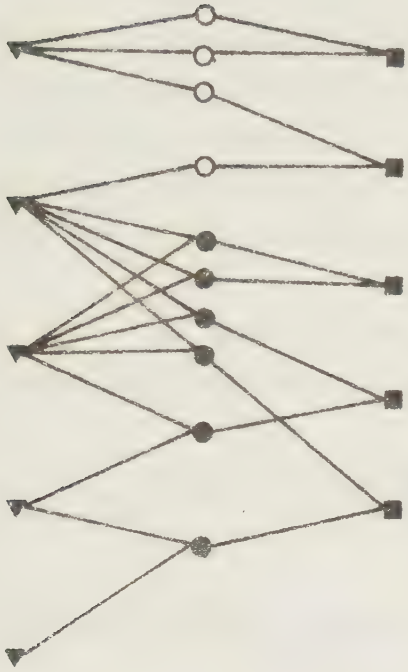
III.1. CREATION DU MATERIEL.

HILL et MYERS (1944) ont décrit pour L. perenne l'isolement d'éclats diploïdes et tétraploïdes à partir de clones chimères ayant subi un traitement à la colchicine. C'est ce schéma qui fut employé dans la création de notre matériel de F. pratensis.

Les graines à traiter furent prises au hasard dans la variété "Séquana", une synthétique à 58 constituants sélectionnés dans un matériel trouvé sur les bords de la Seine dans le nord de la France (GEVES, Bulletin des variétés-Plantes Fourragères, INRA-SEI).

Des secteurs diploïdes et tétraploïdes furent isolés des individus mixoploïdes sortant de la colchicine (MANSAT, 1975). Après un contrôle cytologique sur plusieurs générations de multiplication végétative et un dernier contrôle au niveau des inflorescences, les clones tétraploïdes, comme les diploïdes, furent autofécondés sous manchons (longueur 60 cm, diamètre 10 cm environ) en plein champ et croisés entre eux en cages à isolement (voir Fourrages 41, 1970, p. 182) sans émasculation. Ces croisements et autofécondations permirent l'implantation en 1970 en micro-essai (JADAS-HECART, 1975) d'un diallèle complet à neuf parents, avec croisements réciproques et autofécondations (MANSAT, 1975), et la création de plusieurs populations synthétiques. Un contrôle cytologique ultérieur a révélé que, malgré les précautions prises et conformément aux observations de HILL et MYERS (1944), plusieurs des familles supposées tétraploïdes étaient mixoploïdes ou même diploïdes. Néanmoins, l'élimination de trois parents a rétabli un diallèle 6 x 6 presque complet mais sans autofécondations, et une des séries synthétiques (à cinq constituants) était intégralement tétraploïde.

Figure III.1 : Création du matériel génétique.



diagonal

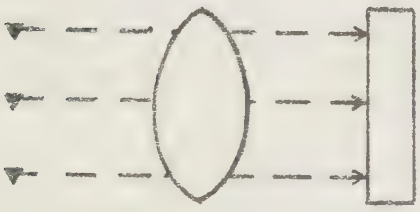
diallèle à partir d'autofécondations

Croisement

diallèle F_2

croisements 3-voie

croisements doubles



populations synthétiques

- Clones de départ (issus de la colchine dans le cas tétraploïde)
- Individus résultant de l'autofécondation des clones
- Individus résultant du croisement des clones
- Familles retenues pour les essais.

A partir de plantes C_1 dont les chromosomes avaient été comptés, et de leurs analogues diploïdes, d'autres descendances furent créées selon le schéma de la figure III.1. Un diallèle complet fut réalisé à partir des autofécondations, les éléments diagonaux étant produits par croisements frère-soeur. A partir des F_1, des croisements frère-soeur furent réalisés pour créer les F_2, et demi-frère-demi-soeur pour créer les hybrides de type (A X B)(A X C) que nous appellerons 3-voie. De plus, les F_1 furent croisées entre familles non parentes pour constituer les croisements doubles. Les fécondations eurent lieu sans émasculation sous manchon au champ. La validité de la fécondation mutuelle sans émasculation a été vérifiée (pour les conditions de son essai) sur le ray-grass anglais par EMARA (1970).

Les contrôles cytologiques furent effectués sur racines ou sur de très jeunes feuilles (de LAUTOUR, 1960).

Certains de nos résultats ont déjà été brièvement discutés (EASTON, 1975).

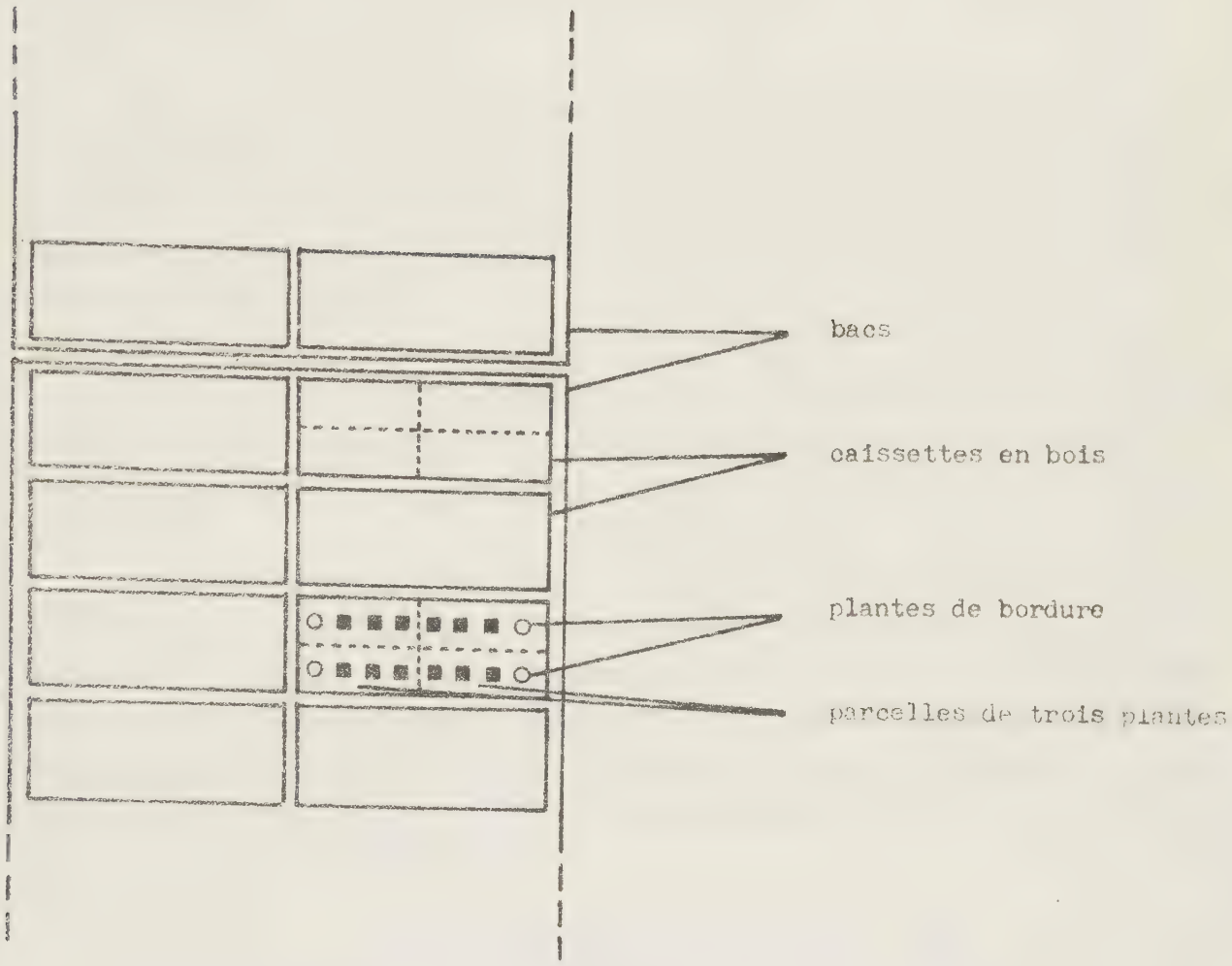
III.2. CONDITIONS D'ESSAI.

A part celle en micro-essai sur le diallèle F_1, réalisée par P. MANSAT, toutes nos expériences ont concerné de jeunes plantules dans les 6 à 8 premières semaines de leur vie. L'intérêt de telles études a déjà été discuté au chapitre II.

Des graines, germées en boîtes de Petri, étaient repiquées dans des caissettes en bois (37,5 cm x 12,5 cm x 15 cm de profondeur) remplies d'un mélange stérilisé de terreau et de tourbe. Les caissettes étaient rangées dans des bacs (voir la figure III.2.) assez hauts pour faciliter le travail. Pour le diallèle à partir d'autofécondations les bacs furent rangés les uns à côté des autres sur leur longueur. L'observation des caissettes au centre était difficile quand le feuillage est devenu épais et pour des bacs ainsi rangés le milieu variait peut-être du centre aux bords. Pour les autres expériences les bacs étaient placés bout à bout (figure III.2.) et l'observation de chaque caissette était ainsi facilitée.

Pour toutes les expériences où furent comparées de différentes familles, une caissette était semée en quatre parcelles de trois plantes (figure III.2.) avec quatre plantes bordures. Pour la sélection et les comparaisons morphologiques les plantes étaient repiquées sur deux lignes, le nombre sur la ligne variant entre expériences.

Figure III.2 : Dispositif expérimental pour l'étude de plantules.



Les expériences eurent lieu en plein air et, à une exception près, en automne. L'expérimentation en serre ou chambre de culture aurait eu l'avantage d'atténuer ou d'éliminer l'évolution du climat pendant le déroulement des essais. Mais l'expérimentation à l'extérieur présente elle aussi des avantages.

Il y a d'abord la question de l'espace disponible. Une expérience avec 100 familles à deux niveaux de ploïdie et à quatre répétitions demanderait beaucoup de place dans une serre et elle aurait été peu envisageable en chambre de culture.

Bien que le travail en serre aurait atténué l'évolution du climat dans le temps et éliminé les températures très basses en fin d'automne, la variation en température dans la journée tend à y être amplifiée avec des points de 30-40°C difficilement évités. Or, de telles températures sont aussi néfastes pour la croissance que les gelées.

Un autre avantage de l'expérimentation à l'extérieur est une plus grande régularité du milieu dans l'espace. Les conditions dans les coins d'une serre et même près des parois diffèrent de celles au centre.

Bien que les plantules aient été ombrées pendant les quelques premiers jours après leur installation, il faisait souvent trop chaud en août pour un bon départ des essais, et il fallait attendre la fin de ce mois. A la fin d'octobre il y avait déjà quelques gelées. Les plantes ont pu être couvertes la nuit mais une expérimentation valable ne pouvait continuer au delà de la première semaine de novembre. Le temps disponible était donc restreint, à peine assez pour deux essais consécutifs de cinq semaines.

Les essais ont été arrosés chaque jour ou plus souvent selon le besoin. Il a été nécessaire d'incorporer un insecticide systémique granulé (TEMIK, 5 % aldicarbe ; 400 mg par caissette) à la surface du terreau pour protéger le matériel des larves de mouches (Oscinella sp, fam. Chloropidae) qui s'installaient près de l'apex de la plante et la tuaient. Il ne semble pas que le produit lui-même ait eu d'effets sur la plante. Les essais ont été traités par des pulvérisations périodiques d'aphicide. Autres aléas contre lesquels il fallait protéger les essais étaient les limaces et les oiseaux.

III.3. COMPARAISON MORPHOLOGIQUE ET ANALYSE DE CROISSANCE.

Les populations synthétiques ont permis une étude contrôlée des effets moyens de la ploïdie. Deux expériences furent réalisées : une étude suivie de la croissance d'un groupe de plantes ; et une analyse de croissance par la récolte destructive d'une série de plantes.

III.3.1. ETUDE DE LA CROISSANCE ET DU DEVELOPPEMENT DES FEUILLES.

Des populations synthétiques à cinq constituants aux générations Syn I à Syn III et aux deux niveaux de ploïdie furent comparées.

Les graines germées furent repiquées en caissettes sur deux lignes de cinq, avec plantes de bordure en plus, le 6 septembre 1973. Pour chaque génération il y eut cinq caissettes tétraploïdes et deux diploïdes. Comme pour l'essai d'analyse de croissance décrit ci-après plus de plantes tétraploïdes que diploïdes furent étudiées car nous craignions que l'aneuploïdie n'en rende plus aléatoires les performances.

Les caissettes de chaque population étaient groupées ensemble pour faciliter le travail. L'expérience a pris peu de place et la variation due à la position aurait été peu importante.

Le 14 septembre les plantes manquantes furent remplacées par d'autres semées à cette intention. La transplantation soigneuse à ce stade ne semblait pas traumatiser les plantes. La première gelée eut lieu le matin du 19 octobre et les plantes étaient désormais couvertes la nuit.

Les observations commencèrent le 20 septembre quand certaines plantes avaient déjà trois feuilles sorties et continuèrent jusqu'au 15 novembre quand il n'en restait qu'une sans six feuilles adultes. Chaque plante était observée chaque jour, les jours de sortie de chaque talle primaire et de chaque feuille sur la talle principale étaient notés, et les feuilles en train de croître mesurées, limbes et puis gaines. Les talles furent comptées le jour de sortie de la sixième feuille. Le 15 novembre chaque plante fut coupée à 2 cm et pesée verte. La teneur en matière sèche fut déterminée pour les générations Syn II et Syn III, aux deux niveaux de ploïdie.

III.3.2. ANALYSE DE CROISSANCE.

Les populations Syn III furent étudiées.

Treize graines germées tétraploïdes et cinq diploïdes, plus quatre plantes de bordure, furent repiquées le 6 septembre dans chacune de 16 caissettes. Une deuxième répétition fut installée cinq jours plus tard. Au huitième jour les plantes manquantes furent remplacées. Dès le 19 octobre, après la première gelée, l'essai était couvert la nuit.

A partir du seizième jour, et tous les trois jours ensuite, une caissette était prélevée. La dernière récolte eut lieu les 6 et 11 novembre pour les deux répétitions respectivement. Etaient notés pour chaque plante le nombre de talles, le nombre de feuilles sur la talle principale et parmi elles le nombre de senescentes, la longueur et la largeur de ces feuilles si à l'état adulte, à partir de la troisième, le poids vert et sec des racines, des limbes et des gaines des feuilles.

L'analyse de croissance cherche à exprimer un caractère quantitatif de la plante en fonction du temps écoulé. Pour le nombre de feuilles sur une talle cette expression tend à être linéaire. Pour le poids ou le nombre de talles elle est plutôt exponentielle, c'est-à-dire que le taux d'évolution dépend à un moment donné de la quantité présente à ce moment.

$$\frac{d\,Q}{dt} = f(Q)$$

Pendant une phase (souvent notée au début de la vie d'une plante) la croissance peut être assimilée à un modèle strictement exponentiel.

$$\frac{d\,Q}{dt} = kQ$$

Quand il s'agit du poids, la constante k est appelée la vitesse relative de croissance (RGR). Si la croissance est en fait exponentielle, on peut calculer k.

Une fonction exponentielle peut être transformée en une droite par transformation logarithmique

$$\frac{d\,(\ln Q)}{dt} = k$$

$$\ln Q = c + kt$$

D'autres paramètres souvent calculés dans les travaux publiés sont le taux d'assimilation nette (NAR), c'est-à-dire le taux d'augmentation du poids par unité de surface foliaire, et le rapport de la surface foliaire (LAR) au poids de la plante.

On peut alors écrire : RGR = NAR.LAR

L'analyse de croissance comprend souvent beaucoup de plantes à chacune de quelques récoltes. Pour prendre un exemple déjà cité, et qui concerne un matériel similaire au nôtre, EVANS (1967) calcula la vitesse relative de croissance à partir de données du poids des graines et d'une récolte. Les nombreuses plantes mesurées permettent une bonne précision pour chaque stade observé, s'il est bien contrôlé qu'il n'y a pas de différence entre les lots avant la récolte.

Avec des mesures Q_1 et Q_2 aux temps t_1 et t_2 respectivement, et supposant k constante dans l'intervalle,

$$\ln Q_2 - \ln Q_1 = k(t_2 - t_1)$$

$$k = \frac{\ln Q_2 - \ln Q_1}{(t_2 - t_1)}$$

L'approche que nous avons suivie est plus récente (voir NICHOLLS et CALDER, 1973) et est basée sur des récoltes moins importantes mais plus fréquentes. La précision amoindrie à chaque récolte est compensée par l'augmentation du nombre de points observés sur la courbe de croissance. Une analyse de régression permet de dégager une expression du logarithme des mesures en fonction linéaire (ou si besoin quadratique) du temps.

$$\ln Q = a + b_1 t + b_2 t^2$$

où a, b_1, b_2 sont des constantes calculées.

La vitesse relative de croissance,

$$k = \frac{d}{dt}(\ln Q)$$

$$= b_1 + 2b_2 t$$

est donc possible à estimer.

Cette approche présente quatre avantages. Le travail de récolte est mieux réparti dans le temps. Les plantes pour une récolte peuvent être cultivées ensemble (dans une même caissette) car un biais dû à la caissette ne joue que sur un point parmi plusieurs sur la courbe. Tandis que pour la première approche décrite, le calcul d'une k moyenne sur une période plus longue ne repose en fait que sur la première et la dernière récolte, l'approche retenue exploite l'information apportée par toutes les récoltes. Surtout, elle ne suppose pas une vitesse relative de croissance constante, supposition irréaliste en présence d'une évolution automnale de la température et de l'éclairage.

L'EXPERIMENTATION GENETIQUE.

III.4. LE DIALLELE F_1.

Ce matériel, créé par des autofécondations et des croisements des clones traités, fut installé, comme nous l'avons déjà dit, en micro-essai à l'automne 1970. L'essai fut réalisé par P. MANSAT (1975).

Les diallèles à neuf parents avec autofécondations et croisements réciproques pour les deux niveaux de ploïdie furent installés, avec quelques populations témoins, dans un même dispositif lattice triple répété deux fois (il y avait donc six répétitions). Une parcelle élémentaire comprenait vingt plantes repiquées sur deux lignes de 1 m, avec 20 cm entre les lignes et 10 cm entre les plantes sur la ligne. Des coupes et des observations eurent lieu pendant les deux années suivant l'installation. Certaines observations ne furent effectuées que sur deux ou trois répétitions.

L'élimination des familles supposées tétraploïdes mais ne l'étant pas, et des familles diploïdes correspondantes, a laissé deux diallèles 6 x 6 sans autofécondations. L'analyse de l'expérience ainsi épurée fut effectuée sans tenir compte du dispositif lattice.

Des analyses de diallèles non complets ont été publiées par GILBERT (1967), HARTLEY (1967), RAO (1968), AHUJA (1968), GARRETSON (1973) et ENGLAND (1974). Dès 1954 HAYMAN avait considéré le problème. Certaines de ces analyses cherchent à estimer les divers effets en tenant compte de l'information non égale qu'on a sur eux. Pour les analyses présentées ici nous avons calculé pour chaque bloc des données manquantes à partir des moyennes marginales.

Soit $Y_{ij} = \mu + M_i + P_j + R_{ij}$

où Y_{ij} est la valeur de la descendance de la mère i et du père j ;

M_i est la valeur moyenne des descendances de la mère i ;

P_j est la valeur moyenne des descendances du père j ;

R_{ij} est le résidu.

Les valeurs manquantes ont été calculées de telle sorte que R_{ij} soit nul, et les valeurs réciproques ont été calculées indépendamment. Comme il y avait six valeurs à calculer nous avons procédé par itération, les calculs itératifs ayant été continués tant qu'ils entraînaient des modifications.

Les données diallèles furent analysées selon le schéma de GRIFFING (1956) pour un dispositif avec réciproques mais sans autofécondations.

Soit $Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + R_{ij} + d_{ijk}$

où Y_{ijk} est la valeur du croisement du parent i comme mère et du parent j comme père dans la parcelle k ;

μ est la moyenne de l'expérience, ou de la population, selon que le modèle est à effets fixes ou à effets aléatoires ;

g_i est l'effet général du parent i ;

$s_{ij} = s_{ji}$ est une interaction entre les parents i et j ;

$R_{ij} = - R_{ji}$ est un effet réciproque du croisement ij.

d_{ijk} est un effet résiduel associé à la parcelle k.

HAYMAN (1954) proposa la décomposition supplémentaire de l'effet réciproque ;

Soit $R_{ij} = m_i - m_j + r_{ij}$

où m_i est l'effet réciproque général ou maternel du parent i ;

$r_{ij} = - r_{ji}$ est une interaction réciproque spécifique entre les parents i et j.

Pour le modèle à effets aléatoires que nous considérons, tous ces paramètres sauf μ ont une espérance nulle et les variances :

$$Eg_i^2 = \sigma_g^2 \; ; \; Es_{ij}^2 = \sigma_s^2 \; ; \; Em_i^2 = \sigma_m^2 \; ; \; Er_{ij}^2 = \sigma_r^2 \; ; \; Ed_{ijk}^2 = \sigma_e^2$$

Pour le modèle à effets fixes, la recherche des moindres carrés des résidus permet de définir les effets ainsi :

$$\mu = Y_{.../pp_1n}$$

où p est le nombre de parents,

$$p_i = p - i,$$

n est le nombre de parcelles par famille.

$$\hat{g}_i = Y_{i../2p_2n} + Y_{.i./2p_2n} - Y_{.../pp_2n}$$

$$\hat{s}_{ij} = (Y_{ij.} + Y_{ji.})_{/2n} - (Y_{i..} + Y_{.i.} + Y_{j..} + Y_{.j.})_{/2p_2n} + Y_{.../p_1p_2n}$$

$$\hat{m}_i = (Y_{i..} - Y_{.i.})_{/2pn}$$

$$\hat{r}_{ij} = (Y_{ij.} - Y_{ji.})_{/2n} - (Y_{i..} - Y_{.i.} - Y_{j..} + Y_{.j.})_{/2pn}$$

$$\hat{d}_{ijk} = Y_{ijk} - Y_{ij./n}$$

Pour un essai bloc, on peut définir des effets blocs b_k et des interactions des blocs avec les paramètres déjà présentés, g_i, r_{ij}, m_i, s_{ij}. Etant donné la taille des blocs (les parcelles valables se trouvant dispersées parmi les éliminées, toutes aussi nombreuses), le nombre limité de parents et le manque de certaines données, l'intérêt de ces interactions est à douter. Elles peuvent être regroupées en un seul terme d'erreur.

Ainsi : $Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i + m_j + r_{ij} + b_k + \delta_{ijk}$

où k désigne maintenant le bloc et δ_{ijk} est l'erreur, ou l'interaction de la famille ij avec le bloc k.

Il aurait été possible de calculer pour chaque bloc des valeurs manquantes telles que $\hat{s}_{ij}$ et $\hat{r}_{ij}$ soient nuls.

Ainsi : $\hat{Y}_{ij} = \hat{\mu} + \hat{g}_i + \hat{g}_j + \hat{m}_i + \hat{m}_j$

$\hat{Y}_{ij}$, $\hat{\mu}$, $\hat{g}_i$, $\hat{m}_i$ étant des estimateurs.

$$\hat{Y}_{ij} = Y_{..}/pp_1 + (Y_{i.} + Y_{.i})/2p_2 + (Y_{j.} + Y_{.j})/2p_2 - 2Y_{..}/pp_2 + (Y_{i.} - Y_{.i})/2p - (Y_{j.} - Y_{.j})/2p$$

$$= p_1(Y_{i.} + Y_{.j})/pp_2 + (Y_{.i} + Y_{j.})/pp_2 - Y_{..}/p_1p_2$$

Or, la méthode des moyennes marginales que nous avons employée donne

$$\hat{Y}'_{ij} = (Y_{i.} + Y_{.j})/p_1 - Y_{..}/pp_1$$

d'où

$$\hat{s}_{ij} + \hat{r}_{ij} = \hat{Y}'_{ij} - \hat{Y}_{ij}$$

$$= -(Y_{i.} + Y_{.j})/pp_1p_2 - (Y_{.i} + Y_{j.})/pp_2 + 2Y_{..}/pp_1p_2$$

$$\hat{s}_{ij} = -(Y_{i.} + Y_{.i} + Y_{j.} + Y_{.j})/2p_1p_2 + 2Y_{..}/pp_1p_2$$

$$E(2\hat{s}_{ij}^2) = 2(p_2\sigma_g^2 + \sigma_s^2)/pp_1^2$$

Cette expression s'ajoutera trois fois à une somme des carrés de l'ASC dont l'espérance est déjà $pp_2\sigma_s^2$

Sauf dans le cas d'un très grand rapport σ_g^2/σ_s^2 donc, les deux méthodes pour combler les cases vides sont équivalentes.

L'analyse de variance est présentée dans le tableau III.1, les espérances des carrés moyens pour le modèle à effets aléatoires dans le tableau III.2. Dans le cas tétraploïde nous devons réduire le nombre de degrés de liberté des effets spécifiques, réciproques et d'erreur pour tenir compte des données manquantes.

TABLEAU III. 1

ANALYSE DIALLELE
(d'après GRIFFING, 1956 ; HAYMAN, 1954)

Facteur	D.L.	Somme des carrés
AGC	p_1	$\sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2/2p_2n - 2X_{...}^2/pp_2n$
ASC	$pp_3/2$	$\sum_{ij} (X_{ij.} + X_{ji.})^2/2n - \sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2/2p_2n + X_{...}^2/p_1p_2n$
réciproque général	p_1	$\sum_i (X_{i..} - X_{.i.})^2/2pn$
réciproque spécifique	$p_1p_2/2$	$\sum_{ij} (X_{ij.} - X_{ji.})^2/2n - \sum_i (X_{i..} - X_{.i.})^2/2pn$

TABLEAU III. 2

ANALYSE DIALLELE
ESPERANCE DES CARRES MOYENS

Facteur	Carré moyen
AGC	$\sigma_e^2 + 2n\sigma_s^2 + 2p_2n\sigma_g^2$
ASC	$\sigma_e^2 + 2n\sigma_s^2$
réciproque général	$\sigma_e^2 + 2n\sigma_r^2 + 2p\sigma_m^2$
réciproque spécifique	$\sigma_e^2 + 2n\sigma_r^2$

Du point de vue statistique le carré moyen attribué à l'aptitude générale à la combinaison représente la partie de la variation entre croisements assimilable à un modèle additif. Pour le sélectionneur il indique la variation entre individus de la population pour leur valeur moyenne en tant que géniteurs, et la stabilité de cette valeur dans des générations ultérieures.

Le carré moyen attribué à l'aptitude spécifique à la combinaison indique l'insuffisance du modèle additif pour tout expliquer. Il suggère au sélectionneur la possibilité de trouver des descendances qui dépassent la valeur prévisible.

Les variances des aptitudes générale, σ_g^2, et spécifique, σ_s^2, à la combinaison, paramètres définis pour une population dans le cadre d'un modèle à effets aléatoires, ne sont pas à confondre avec les aptitudes générale, g_i, et spécifique, s_{ij}, caractères propres à un parent ou croisement respectivement, définis dans le cadre d'un modèle à effets fixes.

Nous discuterons plus loin la relation entre les paramètres statistiques de l'analyse de variance d'un plan de croisement diallèle et les effets génétiques de la population.

Les analyses séparées des deux niveaux de ploïdie étant accomplies, il est encore intéressant de considérer la ploïdie comme un facteur supplémentaire, effet fixe, et de faire une analyse d'ensemble.

Soit

$$Y_{hijk} = \mu' + P_h + g'_i + g'_j + s'_{ij} + m'_i - m'_j + r'_{ij} + (Pg)_{hi} + (Pg)_{hj} + (Ps)_{hij} + (Pm)_{hi} - (Pm)_{hj} + (Pr)_{hij} + b'_k + (Pb)_{hk} + \delta'_{hijk}$$

où Y_{hijk} est la valeur de la descendance ij au niveau de ploïdie h, dans le bloc k ;

P_h est l'effet du niveau de ploïdie h ; $\sum_h P_h = 0$

μ', g'_i, s'_{ij}, m'_i, r'_{ij} et b'_k sont définis sur les deux niveaux de ploïdie ;

$(Pg)_{hi}$, $(Ps)_{hij}$, $(Pm)_{hi}$, $(Pr)_{hij}$ et $(Pb)_{hk}$ sont leurs interactions avec le niveau de ploïdie ;

δ'_{hijk} est le résidu ou l'erreur.

TABLEAU III. 5

ANALYSE DU DIALLELE : LES DEUX NIVEAUX DE PLOIDIE ENSEMBLE.

(moyennes des blocs)

Facteur	D.L.	Somme des carrés
ploïdie	1	$\sum_h X_{..h}^2/pp_1 - X_{...}^2/2pp_1$
AGC	p_1	$\sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2/4p_2 - X_{...}^2/pp_2$
ASC	$pp_3/2$	$\sum_{ij} (X_{ij.} + X_{ji.})^2/4 - \sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2/4p_2 + X_{...}^2/2p_1p_2$
réciproque	$pp_1/2$	$\sum_{ij} (X_{ij.} - X_{ji.})^2/4$
ploïdie x AGC	p_1	$\sum_{ih} (X_{i.h} + X_{.ih})^2/2p_2 - \sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2/4p_2 - 2\sum_h X_{..h}^2/pp_2 + X_{...}^2/pp_2$
ploïdie x ASC	$pp_3/2$	$\sum_{ijh} (X_{ijh} + X_{jih})^2/2 - \sum_{ij} (X_{ij.} + X_{ji.})^2/4 - \sum_{ih} (X_{i.h} + X_{.ih})^2/2p_2 + \sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2/4p_2 + \sum_h X_{..h}^2/p_1p_2 - X_{...}^2/2p_1p_2$
ploïdie x réciproque	$pp_1/2$	$\sum_{ijh} (X_{ijh} - X_{jih})^2/2 - \sum_{ij} (X_{ij.} - X_{ji.})^2/4$

L'analyse est donnée dans le tableau III.3.

Cette analyse permettra de voir dans quelle mesure les effets génétiques se retrouvent aux deux niveaux de ploïdie. D'importantes interactions avec la ploïdie indiqueront que les valeurs en croisement des différents parents aux deux niveaux ne sont pas tout à fait les mêmes. Néanmoins, comme c'est toujours le cas pour des interactions statistiques, c'est-à-dire en fait des départs d'un simple modèle additif, il peut y avoir beaucoup de causes. Même si toutes les descendances se classent dans le même ordre, une différence dans les intervalles entre familles peut se traduire par un carré moyen d'interaction significatif.

Un autre moyen de comparer les niveaux de ploïdie est de calculer les régressions des composantes de la variation tétraploïdes sur les facteurs correspondants diploïdes. La variation tétraploïde est ainsi décomposée en une partie associée aux effets déjà présents chez les diploïdes, et une partie indépendante.

Les deux approches sont liées et complémentaires, elles permettent de répondre à des questions différentes.

III.5. LE DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS.

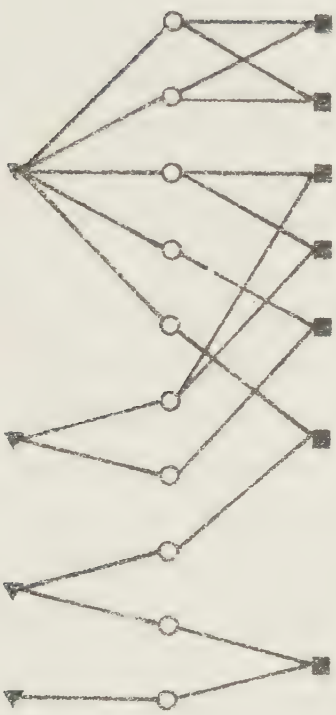
Ce diallèle a fait intervenir sept parents - cinq d'entre les six du diallèle F_1 plus deux autres.

Les clones diploïdes et tétraploïdes, nous l'avons vu, avaient été autofécondés sous manchon. Les descendances supposées tétraploïdes furent contrôlées par comptage des chromosomes et une quinzaine d'individus vérifiés pour chaque famille. C'est à partir de ces individus que fut réalisé le diallèle. Les croisements furent effectués sous manchon.

Les éléments diagonaux du diallèle, correspondant aux autofécondations d'un diallèle normal, furent créés par la fécondation mutuelle de deux plantes-soeurs d'une même famille.

Pour les cases non diagonales, chaque croisement fut réalisé deux fois, deux paires de plantes étant réunies chacune sous un manchon. Chez les tétraploïdes les individus employés avaient été éclatés et certains ont servi deux fois dans le plan de croisement. Nous considérerons plus loin les conséquences

Figure III.3 : Relations de parenté existant au sein du diallèle à partir d'autofécondations.



AB pleines soeurs "diagonales"

AC "parent-enfant"

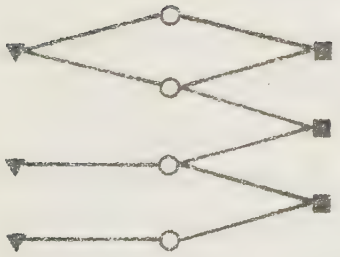
CD pleines soeurs (individus d'une même famille)

CE cousins doubles (effet manchon)

CF cousins (effets AGC et ASC)

CG pas de parenté

Cas de double emploi d'un individu



AC' "parent-enfant"

CF' demi soeurs

▼ Clones de départ

○ Individus résultant de l'autofécondation des clones

■ Familles retenues pour l'essai.

de ce fait. Les diverses relations entre familles dans l'expérience sont montrées dans la figure III.3.

Avec deux manchons et les deux sens réciproques, il y avait donc quatre familles par croisement.

Chez les diploïdes, une descendance par autofécondation donne un échantillon aléatoire des gamètes qu'aurait fournis le parent original. Chez les tétraploïdes, les gènes du parent sont échantillonnés mais leur association dans les gamètes est modifiée par la génération d'autofécondation. En l'absence de réduction pseudo-équationnelle, un géniteur tétra-allélique ne donnerait pas d'homogamètes, mais sa descendance en autofécondation en donne 1/6. Dans notre cas, les géniteurs eux-mêmes, duplex, auraient donné 1/3 d'homogamètes tandis que leurs descendances en autofécondation en fournissent 4/9.

Les graines récoltées et battues furent placées sur buvards humides au froid pendant six jours et puis, après traitement d'une solution fongicide (1 % Manate 80 - 80 % de dithiocarbamate de manganèse), mises à germer à 20°C avec 16 heures de lumière par jour. Les premières graines germées furent remises au froid pendant deux jours pour permettre aux tardives de les rattraper et assurer une levée plus régulière. Le repiquage en caissettes eut lieu les 6 et 7 août 1974, quatre et cinq jours après le début de germination.

Les diploïdes et tétraploïdes furent installés en blocs alternés, les éléments diagonaux groupés ensemble. Les deux plantes réunies sous un manchon pour la réalisation des éléments diagonaux avaient été récoltées séparément, ce qui a fourni deux familles par élément . Pour le diallèle 7 x 7 donc, il aurait dû y avoir 98 familles à chaque niveau de ploïdie. L'absence de certaines familles, pour certains ou même tous les quatre blocs, a évidemment diminué ce chiffre. Des populations témoins furent aussi incluses dans l'intention d'avoir une indication de la variation dans les blocs et un moyen de comparaison avec d'autres expériences. Malheureusement la germination et la levée de ces populations n'ont pas été assez régulières pour fournir une information valable et elles ont été éliminées de toute considération.

Les plantules ont été ombrées jusqu'au 17 août, d'abord par un paillasson en un matériau feutré (Rhovyl), et ensuite par une toile.

Cette expérience étant la première installée à une date si précoce, nous avons été surpris par l'attaque des Oscinella et beaucoup de plantes furent

perdues. A cela se sont ajoutés une mauvaise germination et levée de certaines familles et des dégâts d'oiseaux. Là où il a manqué de graines, furent mises si possible des graines d'autres familles du même croisement. Le nombre de plantes mesurées par famille et par bloc est donné en annexe, tableau A1.

Là où il manquait encore des plantes, furent semées le 19 août des graines de la variété tétraploïde de ray-grass d'Italie "Tétrone". Cette variété s'installe rapidement et au stade où les plantes ont commencé à entrer en compétition celles de "Tétrone" étaient presque aussi grosses que les autres.

Furent notés pour chaque plante : les jours de sortie des feuilles 3 à 6 sur la talle principale, l'existence d'une talle à l'aisselle du coléoptile, le jour de sortie des talles primaires 1 à 3, le nombre de talles au jour de sortie de la sixième feuille, et la longueur des feuilles 4 et 5 sur la talle principale. A partir de ces données nous avons calculé le nombre de jours entre la sortie des feuilles 3 et 6 (3 fois le phyllochrone), le nombre de jours entre les sorties de la feuille 3 et d'une talle à son aisselle, la somme des longueurs des feuilles 4 et 5, et leur différence.

L'expérience fut analysée indépendamment pour les deux niveaux de ploïdie et en deux étapes. Une première analyse de variance non orthogonale (RAO, 1965, p. 211) a traité les familles comme autant de variétés sans tenir compte de leur parenté, ni de la répartition des plantes en parcelles à l'intérieur d'un bloc. En fonction du nombre d'individus par famille et par bloc, l'analyse a donné des carrés moyens de variété, bloc, interaction et erreur, ainsi que des moyennes corrigées pour les familles et les blocs.

C'est sur ces moyennes corrigées des familles qu'a été exécutée l'analyse diallèle. Aucun croisement ne manquait complètement pour ce diallèle. Quand il n'existait qu'une paire "manchon", elle était entrée deux fois dans l'analyse. S'il n'existait qu'un sens du croisement une valeur pour l'autre était calculée, soit pour reproduire la différence réciproque présente sous l'autre manchon (interaction effet réciproque x manchon nul), soit, si ce dernier n'existait pas non plus (un seul cas chez les tétraploïdes), en fonction de la seule famille existante et des effets maternels moyens des deux parents (effet réciproque spécifique nul).

Ainsi le diallèle fut équilibré et a pu être analysé par un programme d'ordinateur mis au point par A. GALLAIS en collaboration avec J. BADIA et R. RIELA de la Station de Biométrie de l'INRA à Champenoux.

Ce programme, basé sur le schéma présenté par GALLAIS (1970) pour les études de compétition en associations binaires, fait d'abord une analyse de variance des éléments diagonaux. Les sommes des croisements réciproques (cases non diagonales) sont analysées et leur variation décomposée en sommes des carrés dues à l'AGC et à l'ASC comme pour l'analyse de GRIFFING (1956) sans autofécondations. Ces effets en croisement sont également analysés en combiné avec les éléments diagonaux. Une partie explicable par la performance des parents est retranchée des effets généraux. Il reste l'effet moyen du parent en croisement, non associé à sa performance en autofécondation ou, dans notre cas, en fécondation frère-soeur. Cette manipulation, surtout intéressante pour l'étude de la compétition, révèle pour les expériences génétiques la spécificité de la réaction des géniteurs au croisement. Chez les plantes allogames on s'intéresserait plutôt à la réaction spécifique à la consanguinité, c'est-à-dire à la variation résiduelle entre les éléments diagonaux après correction par les aptitudes générales à la combinaison. Ces deux manipulations seraient évidemment liées.

Après l'analyse des sommes des éléments réciproques, les différences sont traitées et leur variation décomposée en effets généraux et spécifiques comme l'a fait HAYMAN (1954). Là aussi, les effets généraux sont corrigés par les éléments diagonaux, un calcul plus facilement interprété pour les études de compétition que de génétique, surtout des espèces allogames. Il donnerait une certaine information sur les réactions spécifiques des cytoplasmes à un noyau consanguin.

Quoi qu'il en soit, cette analyse programmée permet de reconstruire l'analyse de variance déjà présentée pour le diallèle F_1, avec deux facteurs nouveaux. L'analyse de variance des éléments diagonaux et de leur différence moyenne des croisements fournit des informations supplémentaires. Les paramètres calculés pour le modèle à effets fixes permettent d'examiner les corrélations entre les aptitudes générales à la combinaison et les éléments diagonaux.

L'autre aspect particulier à ce diallèle est l'effet manchon, un effet aléatoire hiérarchisé à l'intérieur des croisements. L'analyse de variance des croisements est portée au tableau III.4. Les degrés de liberté seront en fait diminués pour les effets réciproque spécifique (pour les tétraploïdes seulement), manchon et réciproque x manchon pour tenir compte des familles manquantes. Le fait que certaines familles soient absentes a aussi des incidences sur les espérances des carrés moyens. Le tableau III.4 les donne pour un diallèle complet et pour nos cas (diploïde et tétraploïde). Le facteur manchon étant hiérarchisé plutôt que factoriel, il ne peut être décom-

TABLEAU III. 4a

ANALYSE DE VARIANCE DU DIALLELE
A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS

	Somme des carrés
AGC	$\frac{1}{4p_2}\sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2 - \frac{1}{pp_2} X_{...}^2$
ASC	$\frac{1}{4}\sum_{ij} (X_{ij.} + X_{ji.})^2 - \frac{1}{4p_2}\sum_i (X_{i..} + X_{.i.})^2 + \frac{1}{2p_1p_2} X_{...}^2$
manchon	$\frac{1}{2}\sum_{ijk} (X_{ijk} + X_{jik})^2 - \frac{1}{4}\sum_{ij} (X_{ij.} + X_{ji.})^2$
réciproque générale	$\frac{1}{4p}\sum_i (X_{i..} - X_{.i.})^2$
réciproque spécifique	$\frac{1}{4}\sum_{ij} (X_{ij.} - X_{ji.})^2 - \frac{1}{4p}\sum_i (X_{i..} - X_{.i.})^2$
réciproque x manchon	$\frac{1}{2}\sum_{ijk} (X_{ijk} - X_{jik})^2 - \frac{1}{4}\sum_{ij} (X_{ij.} - X_{ji.})^2$

TABLEAU III. 4b

ANALYSE DE VARIANCE DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS

ESPERANCE DES CARRES MOYENS

	D.L.	SITUATION EQUILIBREE E (carré moyen)	D.L.	AVEC CERTAINES FAMILLES ABSENTES E (carré moyen)
AGC	p_1	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_m^2 + 4\sigma_s^2 + 4p_2\,\sigma_g^2$		$\{1 + \frac{2(\beta+\gamma)}{pp_1}\}\sigma_e'^2 + 2\,(1 + \frac{2\gamma}{pp_1})\sigma_m^2 + 4\,\sigma_s^2$
ASC	$\frac{pp_3}{2}$	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_m^2 + 4\sigma_s^2$	$\frac{pp_1}{2} - 1$	$+ \frac{8p_1}{p+1}\,\sigma_g^2$
manchon	$\frac{pp_1}{2}$	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_m^2$	$\alpha + \beta$	$\frac{(\alpha + 2\beta)}{(\alpha+\beta)}\,\sigma_e'^2 + 2\sigma_m^2$
réciproque générale	p_1	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_{rm}^2 + 4\sigma_r^2 + 4p\,\sigma_M^2$		$\{1 + \frac{2(\beta+\gamma)}{pp_1}\}\,\sigma_e'^2 + 2\;\;1 + \frac{2(\beta+\gamma)}{pp_1}\;\;\sigma_{rm}^2$
réciproque spécifique	$\frac{p_1p_2}{2}$	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_{rm}^2 + 4\sigma_r^2$	$\frac{pp_1}{2}$	$+ 4\,\sigma_r^2 + 8\,\sigma_M^2$
réciproque x manchon	$\frac{pp_1}{2}$	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_{rm}^2$	α	$\sigma_e'^2 + 2\sigma_{rm}^2$

α = nombre de croisements avec toutes les quatre familles présentes.

β = nombre de croisements manquant une famille.

γ = nombre de croisements représentés par un seul manchon.

posé en général et spécifique.

Le facteur bloc ayant été sorti dans l'analyse préliminaire, il ne figure pas dans cette deuxième étape, réalisée sur les moyennes corrigées des familles.

L'erreur associée à ces moyennes serait $\sigma^2_{e/n}$, σ^2_e étant l'estimation de l'erreur (le carré moyen famille x bloc) fournie par l'expérience préliminaire et n le nombre d'individus par famille. Dans notre cas le nombre d'individus varie entre familles. Une analyse de variance qui prend en considération cette variation est très compliquée. Le problème a été discuté par KEMPTHORNE (1957) p. 458 et par SCHEFFE (1959) pp. 345, 362. Comme méthode approximative ces auteurs proposent l'analyse des moyennes avec comme estimation d'erreur moyenne $(\sigma^2_{e/v}) \sum_i (1/n_i)$, où σ^2_e est déjà défini, v est le nombre de familles entrant dans l'analyse préliminaire et n_i est le nombre d'individus dans la famille i.

Si $n_i = n$ pour tout i,

$(1/v)\sum_i (1/n_i) = 1/n$, et nous avons l'expression déjà donnée.

D'après SCHEFFE, si les effectifs n'ont pas de rapports trop larges, l'inconvénient principal de leur non-égalité est de rendre beaucoup plus sérieuse une hétérogénéité des variances. Les rapports maximaux pour les diverses comparaisons sont donnés en annexe (tableau A1). Nous rappelons qu'aucun croisement ne manquait complètement et qu'une seule fois l'un des sens réciproques faisait défaut.

Comme pour le diallèle F_1, il est intéressant de faire une analyse combinée des deux niveaux de ploïdie. Le programme d'ordinateur employé nous l'a permis.

Des analyses de covariance entre caractères furent réalisées selon le même modèle diallèle.

./.

III.6. LES CROISEMENTS DOUBLES.

A partir des croisements F_1 il a été possible de créer un effectif complet de croisements doubles à six constituants, les mêmes parents qui sont intervenus dans le diallèle F_1. Les descendances des F_1 furent contrôlées cytologiquement (chez les tétraploïdes) et assez d'individus vérifiés pour réaliser les croisements. Chaque famille fut créée une seule fois par la fécondation mutuelle sous manchon des deux parents F_1, les graines portées sur les deux plantes étant réunies à la récolte.

On peut réaliser 15 croisements doubles différents à partir de six constituants. Chaque croisement ABCD peut être réalisé de trois façons (AB)(CD), (AC)(BD), (AD)(BC). Chez les diploïdes nous avons pu les créer tous. Chez les tétraploïdes, où nous n'avions pas tous les parents F_1 nécessaires, nous avons pu réaliser au moins une configuration par croisement, parfois plus, 20 familles en tout.

Après pré-germination les graines furent repiquées en caissettes le 3 septembre 1974, en quatre blocs randomisés. Les blocs diploïdes et tétraploïdes étaient séparés. La levée fut très bonne. Il y eut une forte gelée le 22 octobre et l'essai était désormais abrité par du plastique attaché à des cadres en bois. A cette date nous avions déjà fini la notation de la plupart des plantes.

Furent notés pour chaque plante : les jours de sortie des feuilles 3 à 6 sur la talle principale, le jour de sortie de la ligule de la feuille 5, la présence d'une talle à l'aisselle du coléoptile, les jours de sortie des talles primaires 1 à 3, la longueur des feuilles 4 et 5 sur la talle principale, le nombre de talles à la sortie de la feuille 6. Nous avons calculé le nombre de jours entre les sorties des feuilles 3 et 6, le nombre de jours d'élongation de la feuille 5, le nombre de jours entre les sorties de la feuille 3 et de la talle à son aisselle, la somme et la différence des longueurs des feuilles 4 et 5.

Une analyse de variance d'un effectif de croisements doubles est donnée par RAWLINGS et COCKERHAM (1962). La variance est décomposée selon le modèle :

$$\begin{aligned} Y_{ij.mn;k} = \mu &+ g_i + g_j + g_m + g_n + s_{ij} + s_{im} + s_{in} + s_{jm} + s_{jn} + s_{mn} \\ &+ t_{ijm} + t_{ijn} + t_{imn} + t_{jmn} + q_{ijmn} + s'_{ij} + s'_{mn} + s'_{i.m} + s'_{i.n} \\ &+ s'_{j.m} + s'_{j.n} + t'_{ij.m} + t'_{ij.n} + t'_{mn.i} + t'_{mn.j} + q'_{ij.mn} + \delta_{ij.mn;k} \end{aligned}$$

où $Y_{ij.mn;k}$ représente la valeur du croisement (i x j) x (m x n) dans la parcelle k ;

g_i est l'effet général du parent i ;

s_{ij}, t_{ijm}, q_{ijmn} sont des effets d'interaction entre parents, non associés à l'ordre ;

s'_{ij}, $s'_{i.m}$, $t'_{ij.m}$, $q'_{ij.mn}$ sont des interactions dues à l'ordre ;

$\delta_{ij.mn;k}$ est un effet résidu associé à la parcelle k.

Les paramètres g_i, s_{ij}, t_{ijm} et q_{ijmn} sont aléatoires avec moyennes nulles et variances σ_g^2, σ_s^2, σ_t^2, σ_q^2 respectivement.

Les paramètres s'_{ij}, $s'_{i.j}$, $t'_{ij.m}$, $q'_{ij.mn}$ sont eux aussi aléatoires, avec les contraintes suivantes :

$$s'_{ij} + 2s'_{i.j} = 0$$

$$t'_{ij.m} + t'_{im.j} + t'_{jm.i} = 0$$

$$q'_{ij.mn} + q'_{im.jn} + q'_{in.jm} = 0$$

et les variances

$$E(s'^2_{ij}) = 4E(s'^2_{i.j}) = -2E(s'_{ij}\, s'_{i.j}) = (4/9)\sigma_s^2,$$

$$E(t'^2_{ij.m}) = -2E(t'_{ij.m}\, t'_{im.j}) = (2/3)\sigma_t^2,$$

$$E(q'^2_{ij.mn}) = -2E(q'_{ij.mn}\, q'_{im.jn}) = (2/3)\sigma_q^2,$$

Ce modèle permet une analyse de variance à huit carrés moyens y compris l'erreur. Son développement pour tenir compte d'un effet bloc ne présente pas de difficultés.

TABLEAU III. 5

ANALYSE DE CROISEMENTS DOUBLES ENTRE SIX CONSTITUANTS
d'après RAWLINGS et COCKERHAM (1962) et HILL (1964)

	D.L.	Somme des carrés	E (carré moyen)
général (AGC)	p_1	$2\sum_i Y_{i\ldots}^2/p_2p_3p_4 - 32Y_{\ldots\ldots}^2/pp_2p_3p_4$	$\sigma_e^2 + 9p_3p_4\,\sigma_{s*}^2/2 + p_2p_3p_4\,\sigma_{g*}^2/2$
interaction 2 parents (ASC)	$pp_3/2$	$2\sum_{i<j} Y_{ij..}^2/3p_4p_5 - 6\sum_i Y_{i\ldots}^2/p_2p_4p_5 + 48Y_{\ldots\ldots}^2/p_1p_2p_4p_5$	$\sigma_e^2 + 3p_4p_5\,\sigma_{s*}^2/2$
ordre 2 parents	$pp_3/2$	$2\sum_{i<j} Y_{ij,..}^2/p_1p_2 + \sum_{i<j} Y_{i.,j.}^2/p_1p_2 - 2\sum_{i<j} Y_{ij..}^2/3p_1p_2 = T_2$	$\sigma_e^2 + \sigma_{q'}^2 + 2p_2\,\sigma_{t'}^2 + p_1p_3\,\sigma_{s'}^2/2$
ordre 3 parents	$pp_2p_4/3$	$\sum_{i<j<m}^{3} Y_{ij,m.}^2 - \sum_{i<j<m} Y_{ijm.}^2/3p_3 - 2p_2T_2/p_3 = T_3$	$\sigma_e^2 + \sigma_{q'}^2 + p_3\,\sigma_{t'}^2$
ordre 4 parents	$pp_1p_4p_5/12$	$\sum_{i<j<m<n}^{4} Y_{ij,mn}^2 - \sum_{i<j<m<n} Y_{ijmn}^2/3 - T_2 - T_3 = T_4$	$\sigma_e^2 + \sigma_{q'}^2$

$$\sigma_{s*}^2 = \sigma_s^2 + \frac{4}{p_4}\sigma_t^2 + \frac{2}{p_4p_5}\sigma_q^2$$

$$\sigma_{g*}^2 = \sigma_g^2 - \frac{18}{p_3p_4}\sigma_t^2 - \frac{12}{p_3p_4p_5}\sigma_q^2$$

$\sigma_g^2, \sigma_s^2, \sigma_t^2, \sigma_q^2$ définis pour une analyse complète

Un effectif à six constituants ne permet pas d'assigner des carrés moyens aux effets d'interaction entre trois et quatre parents, non associée à l'ordre. Cette situation est considérée par HILL (1964). Son analyse de variance et les espérances des carrés moyens sont données dans le tableau III.5. Les variances σ_t^2 et σ_q^2 sont confondues avec σ_g^2 et σ_s^2.

Cette analyse de HILL est applicable à nos données diploïdes. La situation chez les tétraploïdes est différente.

Soit

$$Y_{ij.mn;k} = \mu + G_{ijmn} + f_{ij.mn} + \delta_{ij.mn;k}$$

où G_{ijmn} est la valeur du croisement ijmn sans considération de l'ordre, décomposable en g_i, s_{ij}, t_{ijm}, et q_{ijmn} ;

$f_{ij.mn}$ est l'effet dû à l'ordre ;

$\delta_{ij.mn;k}$ est le résidu.

Or $f_{ij.mn} + f_{im.jn} + f_{in.jm} = 0$

Malgré cette contrainte $f_{ij.mn}$ est un effet aléatoire et

$$Ef_{ij.mn}^2 = \sigma_f^2$$

$$E(f_{ij.mn} + f_{im.jn})^2 = E(-f_{in.jm})^2 = \sigma_f^2$$

$$E(f_{ij.mn} + f_{im.jn} + f_{in.jm})^2 = 0$$

Ce modèle permet une première analyse portée sur le tableau III.6. Précisons que 3 des 15 croisements étaient représentés par deux configurations et 1 par les trois.

Ayant sorti l'effet dû à l'ordre, nous procédons à la décomposition des G_{ijmn} en employant les moyennes sur configurations des croisements. Cette analyse, qui n'est pas orthogonale avec la première, est portée sur le tableau III.7. L'erreur à employer, donnée en bas de ce tableau, est calculée des résultats de la première analyse. Son nombre de degrés de liberté est estimé d'après SATTERTHWAITE (1946, cité par RAWLINGS et COCKERHAM, 1962).

TABLEAU III. 6

ANALYSE DE VARIANCE DES CROISEMENTS DOUBLES TETRAPLOIDES

Première étape

Facteur	D.L.	Somme des carrés	E (carré moyen)
Croisements	14	$\sum_{i<j<m<n} (X_{ijmn.}{}^2 / k_{ijmn}) / r - X_{.....}{}^2 / r \sum k_{ijmn}$	I $\sigma_e^2 + 59r\,\sigma_f^2/70 + 46r\,\sigma_G^2/35$
Orare	5	$\sum_{ij,mr} X_{ij,mn;.}{}^2 / r - \sum_{i<j<m<n} (X_{ijmn.}{}^2 / k_{ijmn})^2 / r$	II $\sigma_e^2 + 3r\,\sigma_f^2/2$
Famille x blocs	19 (r - 1)	$\sum_{ij,mn} \sum X_{ij,mn;r}{}^2 - \sum_{ij,mn} X_{ij,mn;.}{}^2 / r$	III σ_e^2
		- S.C. blocs	

TABLEAU III. 7

ANALYSE DE VARIANCE DES CROISEMENTS DOUBLES TETRAPLOIDES

Deuxième étape

Facteur	D.L.	Somme des carrés	E (carré moyen)
Général (AGC)	5	$\Sigma_i X_{i....}^2/4r - 2X_{.....}^2/3r$	$77\sigma_e^2/90 + 47r\,\sigma_f^2/60 + 9r\sigma_{s*}^2 + 4r\sigma_{g*}^2$
Interaction (ASC)	9	$\Sigma_{i<j} X_{ij...}^2/r - 9\,\Sigma_i X_{i....}^2/4r + 18X_{.....}^2/5r$	$77\sigma_e^2/90 + 47r\,\sigma_f^2/60 + r\sigma_{s*}^2$
Totale	14	$\Sigma_{i<j<m<n} (X_{ijmn.}/K_{ijmn})^2/r - X_{.....}^2/15r$	$77\sigma_e^2/90 + 47r\,\sigma_f^2/60 + r\sigma_G^2$

$X_{.....} = \Sigma_{i<j<m<n} (X_{ijmn.}/K_{ijmn})$ etc.

Comme erreur $\hat{\sigma}_{e'}^2 = (III)/3 + 47\,(II)/90$ II et III du tableau III. 6

$E(\hat{\sigma}_{e'}^2) = 77\sigma_e^2/90 + 47r\,\sigma_f^2/60$

$$d' = (\Sigma a_i MS_i)^2 / \Sigma\{a_i^2 (MS_i)^2 / d_i\}$$

pour l'erreur composée $\Sigma a_i MS_i$

Puisque le carré moyen "ordre" a peu de degrés de liberté, ce même inconvénient se retrouve dans l'erreur estimée.

Pour les effets non associés à l'ordre, une analyse de variance combinée pour les deux niveaux de ploïdie est possible. Les analyses de covariance peuvent se faire tout comme les analyses de variance.

III.7. LE DIALLELE F_2.

Comme les croisements doubles, cet ensemble fut réalisé à partir d'individus F_1, préalablement vérifiés dans le cas des tétraploïdes par comptage des chromosomes.

Des plantes pleines-soeurs des familles du diallèle F_1 furent réunies sous un manchon. Ainsi un diallèle 6 x 6 sans réciproques ni diagonaux fut créé, complet pour les diploïdes, mais pour seulement 8 des 15 croisements chez les tétraploïdes. Ils sont précisés en annexe (tableau A3).

Après pré-germination, les graines diploïdes furent repiquées en caissettes le 4 septembre, les tétraploïdes le 10 septembre. La levée fut très bonne. Les quelques plantes manquantes furent remplacées. L'essai était abrité dès le 22 octobre. Les observations ont cessé pour la plupart des plantes dans la première semaine de novembre. Les caractères observés et calculés furent les mêmes que pour les croisements doubles. Les deux expériences se sont d'ailleurs déroulées ensemble.

L'analyse de diallèles F_2 a été discutée par JINKS (1956) et par HAYMAN (1958). L'analyse statistique procède comme pour tout autre diallèle. Ce sont les interprétations génétiques qui doivent tenir compte de la structure particulière.

L'analyse des diploïdes fut exécutée par le programme d'ordinateur déjà évoqué, sans faire intervenir ni croisements réciproques, ni éléments diagonaux. Pour les tétraploïdes, seule une simple analyse de variance factorielle variété x bloc fut entreprise.

TABLEAU III. 8

GENERATIONS UTILISEES POUR L'ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE

Vieilles graines	I_1	autofécondations des clones sortant de la colchicine.
	F_1	croisements entre les clones sortant de la colchicine.
Graines récentes	FSI_1	familles issues de fécondation frère-soeur dans les I_1.
	F_2	familles issues de fécondation frère-soeur dans les F_1.
	DI_1	croisements entre familles I_1.
	CrD	croisements doubles des F_1.
	Cr-3 voie	croisements entre demi-soeurs des F_1.
SH		familles de pleins frères dans la génération Syn IV.

TABLEAU III. 9

PARAMETRES GENETIQUES ENTRANT DANS L'ANALYSE
PAR REGRESSION PROGRESSIVE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE.

Diploïde et tétraploïde	F	coefficient de consanguinité (2n - MALECOT, 1948 ; 4n - KEMPTHORNE, 1957).
	F_M	coefficient de consanguinité de la plante-mère.
	F^2	coefficient de consanguinité au carré.
Pour les seuls tétraploïdes	P_0, P_1, P_2, P_3, P_4	fréquences des 5 classes de génotype pour un locus chez les tétraploïdes.
	NHP	nombre moyen de paires hétérogènes en prenant les allèles deux à la fois.
	NTR	nombre moyen de triples hétérogènes en prenant les allèles trois à la fois.
	F_3	probabilité de tirer d'un zygote 3 allèles identiques.

III.8. COMPARAISON DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE.

Avec les divers systèmes de croisement réalisés et les populations synthétiques, nous disposions aux deux niveaux de ploïdie de matériel de huit structures génétiques différentes. Chez les diploïdes, la consanguinité de certains groupes de familles était la même, mais chez les tétraploïdes, dont l'évolution des générations est plus complexe, il s'agissait de huit niveaux différents de consanguinité. Les générations intervenues sont portées sur le tableau III.8.

Les familles étant trop nombreuses pour les inclure toutes dans une expérience praticable, un même échantillon en fut pris aux deux niveaux de ploïdie. Nous avons cherché à avoir des nombres de familles par niveau de consanguinité les plus égaux possible.

Ce fut le seul essai réalisé au printemps. Après pré-germination les graines furent repiquées en cinq blocs randomisés les 3 et 4 mai 1975. Les caractères notés et calculés pour les essais déjà décrits furent également pris dans ce cas. Le 19 juin les parcelles de trois plantes furent coupées à 2 cm et pesées fraîches. Des échantillons furent pris pour la détermination de la teneur en matière sèche.

L'analyse de variance ne présente pas de difficultés. Le carré moyen des familles peut être décomposé en un effet génération et un effet familles à l'intérieur des générations. Par une analyse de régression progressive, les moyennes des générations ont été exprimées en fonction de divers paramètres de la structure génétique (portés sur le tableau III.9).

L'intérêt de cette expérience a été diminué par un fort effet de l'âge des graines et des conditions de leur récolte. Des analyses plus restreintes ont été effectuées sur cinq générations comparables de ces points de vue.

III.9. EXPERIENCE DE SELECTION.

C'est sur la population synthétique III qu'a été effectuée une sélection sur la longueur du phyllochrone.

Pour pouvoir bien interpréter au niveau des effets génétiques les résultats d'une sélection, il est souhaitable que la population de départ soit en équilibre panmictique. Or, nous avons vu que si une population diploïde trouve cet équilibre après une génération de panmixie, une population tétraploïde ne l'atteint que d'une façon asymptotique. Si les clones duplex de départ sont représentés iii'i', jjj'j', ..., on peut distinguer trois sortes de gamètes dans la population : ii, ii', ij. La population de gamètes qui formera la génération zygotique Syn III sera composée à 1/9 d'associations d'allèles (identiques ou non) subsistant depuis la génération de départ, et à 8/9 de gamètes recombinés. Avec cinq constituants, tous hétérozygotes, la distribution des gamètes est donc :

	ii	ii'	ij
en équilibre	0,100	0,100	0,800
formant la génération Syn III	0,126	0,163	0,711

L'écart le plus important à la situation équilibrée est évidemment pour les ii', hétérogamètes gardant les associations de gènes qui existaient déjà chez les parents duplex. Si ces associations elles-mêmes sont aléatoires, c'est-à-dire si la population diploïde doublée était en équilibre panmictique, la situation n'est pas trop aberrante. Il aurait été préférable de travailler avec une population mieux équilibrée, mais l'approximation semble assez bonne pour permettre des conclusions valables. De toute façon, nous plaidons, comme nous le ferons à d'autres égards, que notre situation n'est pas du tout étrangère à celle des sélectionneurs qui cherchent à améliorer les tétraploïdes induits.

Après pré-germination 100 graines diploïdes et 300 tétraploïdes furent repiquées, 20 par caissette plus bordures, les 23 et 24 août 1973. Les jours de sortie des feuilles 3 à 6 sur la talle principale et des talles primaires 1 à 3 furent notés pour chaque plante.

Après une gelée le matin du 18 octobre les plantes furent couvertes la nuit.

Les plantes ayant les feuilles les plus rapides et les plus lentes à sortir (le nombre de jours entre les sorties des feuilles 3 et 5) furent prises, 10 chez les diploïdes, 30 chez les tétraploïdes. Une variation en nombre de jours n'est pas continue mais discrète. Il fallait donc choisir entre plantes présentant le même chiffre. Ce fut fait en regardant ensuite l'intervalle entre les feuilles 5 et 6, et puis en préférant les plantes dont l'ensemble des feuilles était plus tardif pour le choix des rapides, plus précoce pour le choix des lentes, c'est-à-dire des plantes qui avaient réalisé la même performance dans des conditions moins et plus favorables respectivement.

Trente individus de chaque sens de la sélection furent pris chez les tétraploïdes car nous craignions la présence d'aneuploïdes, surtout après la sélection pour une sortie lente des feuilles. Un contrôle des chromosomes a cependant montré très peu d'individus aneuploïdes et après leur élimination 10 plantes furent prises au hasard parmi les sélectionnées.

Dix plantes prises au hasard des mêmes populations Syn III firent également partie de l'expérience.

Les trois groupes de 10 plantes ainsi formés pour chaque niveau de ploïdie furent mis en terreau neuf en serre sous lumière artificielle pour encourager leur tallage. Le 16 janvier les plantes, toujours en caissettes, furent transférées dehors dans un chassis non chauffé mais couvert.

L'été suivant, les plantes furent croisées en paires assorties selon la date de floraison. Quatre ou cinq familles ont été ainsi créées pour chacun des six groupes.

Après pré-germination, quatre familles par groupe furent repiquées en caissettes le 4 septembre 1974, en quatre répétitions (diploïdes et tétraploïdes séparés). A l'intérieur des blocs la répartition des familles se fit au hasard mais sous la contrainte qu'une caissette ne contînt pas plus de deux familles d'un même groupe de sélection.

Le déroulement de cet essai fut identique à ceux des croisements doubles et du diallèle F_2 qu'il avoisinait.

Une analyse de variance à modèle mixte fut employée. L'effet famille est aléatoire et hiérarchisé à l'intérieur de l'effet sélection qui, lui, est évidemment fixe.

CHAPITRE IV

-:-:-:-:-:-

LA GENETIQUE QUANTITATIVE - REFLEXIONS THEORIQUES

-:-:-:-:-:-

IV.1. INTRODUCTION.

Bien que d'autres avant lui aient fait la tentative (PEARSON, 1903; YULE, 1906), ce fut FISHER (1918) qui proposa le premier un modèle mathématique apte à rendre compte en termes mendéliens de la variation continue. Il envisagea à un locus diploïde deux allèles A, a et il représenta les valeurs des trois génotypes ainsi :

génotype	AA	Aa	aa
phénotype	a	d	-a

les valeurs étant évidemment centrées par rapport à la moyenne des homozygotes.

La régression du phénotype sur le nombre de l'allèle A dans le génotype permit à FISHER de calculer, en fonction de la fréquence des allèles dans la population, l'effet additif du gène, lié à l'effet moyen de la substitution génique. La somme sur l'ensemble du génome de la moyenne des effets additifs des gènes présents à un locus sera nommée plus tard la valeur reproductrice d'un individu (FALCONER, 1964). L'écart du phénotype à la valeur reproductrice est la déviation due à la dominance.

FISHER traita le cas de multiallélisme en représentant le phénotype de l'homozygote a_1a_1 par i_1 ; et celui de l'hétérozygote a_1a_2 par j_{12}. Comme pour le cas du biallélisme, la régression du phénotype sur le génotype lui permit de définir un effet additif et une déviation due à la dominance. La variance génétique de la population fut ainsi décomposée en fractions dues à l'additivité et à la dominance.

Depuis FISHER plusieurs modèles mathématiques ont été proposés pour rendre compte des phénomènes génétiques. Ils ont été discutés brièvement par ROBERTSON (1963) et en détail par SCHNELL (1973).

Deux approches se dégagent. SCHNELL les appelle modèles métriques et modèles statistiques. Les modèles métriques peuvent être représentés sans peine en termes statistiques, mais, comme le souligne ROBERTSON, ils sont adaptés à répondre à des questions différentes.

Les modèles métriques sont construits par la définition de paramètres qui expriment le phénotype en fonction de l'action des gènes. Ainsi le modèle de FISHER comprend le paramètre d, écart entre l'hétérozygote et la moyenne des homozygotes, qui a une signification biologique facile à saisir. Ces paramètres ne dépendent pas des fréquences des génotypes mais seulement de leurs valeurs.

L'utilisation de ce modèle a été très poussée par MATHER et ses collaborateurs (voir MATHER, 1949 ; MATHER et JINKS, 1971). Leurs paramètres d et h correspondent aux a et d de FISHER. Les moyennes et les variances de diverses générations ont été prévues et les effets de dominance, d'épistasie et de linkage étudiés. Mais dans une population panmictique les fonctions d'additivité et de dominance telles qu'elles sont définies selon ce modèle ne sont plus séparables et les fonctions D et H sont redéfinies pour que D devienne "l'additivité statistique".

Malgré l'approche du cas multiallélique faite par FISHER dès 1918, les analyses en modèles métriques se bornent pratiquement toujours à l'hypothèse de biallélisme, hypothèse sévèrement critiquée par KEMPTHORNE (par exemple sa discussion de l'intervention de HAYMAN, 1955). Il est vrai que ces analyses concernent souvent les générations issues d'un croisement de deux lignées homozygotes ; et il est remarquable aussi que MATHER, JINKS et leurs collaborateurs aient pu rendre compte de la génétique quantitative de beaucoup de populations de diverses espèces en se contentant du modèle biallélique. En fait, les paramètres des deux modèles ne sont pas indépendants des uns des autres.

IV.2. LA GENETIQUE DES TETRAPLOIDES : MODELE METRIQUE.

La génétique des tétraploïdes a été abordée en modèle métrique par MATHER (1949), LI (1957), DESSUREAUX (1959), OPSAHL (1964), MATHER et JINKS (1971), KILLICK (1971) et HILL (1971). DESSUREAUX plaça une restriction sévère sur son modèle et exprima les cinq génotypes tétraploïdes en les deux seuls paramètres nécessaires au niveau diploïde, ce qui impose des hypothèses

arbitraires sur les interactions d'ordre élevé . MATHER et JINKS, OPSAHL et KILLICK définirent quatre paramètres, ainsi :

génotype	A_4	A_3a	A_2a_2	Aa_3	a_4
phénotype	d	h_3	h_2	h_1	-d

LI et HILL employèrent d'autres modèles à quatre paramètres.

Nous nous permettons de suggérer une variation du schéma de MATHER et JINKS, toujours avec quatre paramètres. Elle nous semble mieux dégager les différentes composantes génétiques et mieux permettre la comparaison entre niveaux de ploïdie.

génotype	A_4	A_3a	A_2a_2	Aa_3	a_4
phénotype	2d	d+3h+v+w	4h	-d+3h-v+w	-2d

Dans cette approche d est associé à la présence de l'allèle A ;
h est associé à l'interaction entre les deux allèles A, a ;
v est associé à la différence entre AAa et Aaa
w est associé à l'état triplex ou simplex.

Le doublement d'un diploïde crée un duplex qui, autofécondé en l'absence de ségrégation pseudo-équationnelle, donne la descendance :

génotype	A_4	A_3a	A_2a_2	Aa_3	a_4
gréquence	1/36	2/9	1/2	2/9	1/36

Cette génération a la moyenne $10h/3 + 4w/9$, une diminution de

$2h/3 - 4w/9$ par rapport à la plante mère duplex, et la variance

$$2(d + 2v/3)^2/3 + 8(h - w/6)^2/9 + 4v^2/27 + 2w^2/9$$

Nous reprendrons ce modèle plus loin dans le contexte d'une population panmictique.

IV.2.1. Le paramètre de HAYMAN.

Un développement intéressant du modèle métrique est dû à HAYMAN (1954, 1955) qui définit un paramètre θ, aux valeurs 1, 0, -1 pour les génotypes AA, Aa, aa respectivement. Ayant calculé les espérances des puissances de θ en diverses situations génétiques, HAYMAN put exprimer les moyennes et les variances des familles considérées. Il traita les cas de plusieurs loci et d'épistasie et proposa une astuce qui aurait permis la considération du multiallélisme. Mais cette proposition avait un aspect artificiel et n'a pas été reprise.

HILL (1976) a appliqué ce concept aux tétraploïdes pour des générations issues d'un seul individu. θ prend les valeurs 0 à 4 pour les génotypes nulliplex au quadruplex. HILL donne les fréquences des classes de gamètes émises par un individu et considère les générations descendantes.

Nous développerons un peu cette approche mais en centrant θ autour de zéro, ainsi :

génotype	A_4	A_3a	A_2a_2	Aa_3	a_4
θ	2	1	0	-1	-2

Les fréquences des gamètes émis par l'individu à génotype θ sont :

$$f_{AA} = (1 + \theta)(2 + \theta)/12$$

$$f_{Aa} = 2(2 + \theta)(2 - \theta)/12$$

$$f_{aa} = (1 - \theta)(2 - \theta)/12$$

Le phénotype d'un individu selon le modèle déjà élaboré est :

$$Ph_\theta = \theta d + (4 - \theta^2)h + \theta(4 - \theta^2)v/3 + \theta^2(4 - \theta^2)w/3$$

La variance :

$$Var(Ph_\theta) = d^2var(\theta) + h^2var(\theta^2) - 2dhcov(\theta,\theta^2) \text{ plus des termes en v, w}$$

L'autofécondation de l'individu θ' donne une descendance dont les espérances :

$$E(\theta) = \theta' \qquad E(\theta^2) = (4 + 5\theta'^2)/6$$

$$E(\theta^3) = \theta'(4 + \theta'^2)/2 \qquad E(\theta^4) = (8 + 18\theta'^2 + \theta'^4)/6$$

L'espérance de cette descendance est donc :

$$S_1 = \theta' d + 5(4 - \theta'^2)h/6 + \theta'(4 - \theta'^2)v/6 + (2 + \theta'^2)(4 - \theta'^2)w/18$$

$$= \theta' d \text{ si } \theta' = \pm 2$$

Si $v = w = 0$, la variance,

$$\mathrm{Var}S_1 = (4 - \theta'^2)d^2/6 - 2\theta'(4 - \theta'^2)dh/3 + (4 - \theta'^2)(8 + 19\theta'^2)h^2/36$$

$$= 0 \text{ si } \theta' = \pm 2$$

Pour le duplex, $\theta' = 0$, et donc :

$$S_1 = 10h/3 + 4w/9$$

$$\mathrm{Var}S_1 = 2d^2/3 + 8h^2/9$$

les expressions déjà calculées plus haut.

L'expression de la variance sans restriction de v et w exige des fonctions de θ^8. Un grand avantage du modèle de HAYMAN chez les diploïdes est que : $\theta^{n+2} = \theta^n$.

Nous ne retrouvons pas cet avantage chez les tétraploïdes sans recourir à des valeurs irréelles.

Le croisement de deux individus θ', θ'' donne une descendance dont les espérances,

$$E(\theta) = (\theta' + \theta'')/2 \qquad E(\theta^2) = (4 + \theta'^2 + \theta''^2 + 3.0'\theta'')/6$$

$$E(\theta^3) = (\theta' + \theta'')(4 + \theta'\theta'')/4$$

$$E(\theta^4) = (\theta' + \theta'')^2/2 + (4 + \theta'\theta'')(2 + \theta'\theta'')/6$$

La moyenne

$$F_1 = (\theta' + \theta'')d/2 + \{5(4 - \theta'\theta'') - (\theta' - \theta'')^2\}h/6$$
$$+ (4 - \theta'\theta'')(\theta' + \theta'')v/12 + \{(4 - \theta'\theta'')(2 + \theta'\theta'') + (\theta' - \theta'')^2\}w/18$$

$F_1 = \theta'd$ si $\theta' = \theta'' = \pm 2$

$F_1 = 4h$ si $\theta' = -\theta'' = 2$

$F_1 = 10h/3 + 4w/9$ si $\theta' = \theta'' = 0$

La variance ($v = w = 0$)

$$VarF_1 = (8 - \theta'^2 - \theta''^2)d^2/12 - (\theta' + \theta'')(8 - \theta'^2 - \theta''^2)dh/6$$
$$+ \{(8 - \theta'^2 - \theta''^2)(4 + \theta'^2 + \theta''^2 + 6\theta'\theta'')/36$$
$$+ \theta'^2(4 - \theta''^2)/24 + \theta''^2(4 - \theta'^2)/24\}h^2$$

$VarF_1 = 0$ si $\theta', \theta'' = \pm 2$

$VarF_1 = 2d^2/3 + 8h^2/9$ si $\theta' = \theta'' = 0$

Dans la population panmictique que nous pouvons représenter ainsi :

$(pA + qa)^4$, nous avons

$$E(\theta) = 2(p - q) \qquad E(\theta^2) = 4(1 - 3pq)$$

$$E(\theta^3) = 4(p - q)(2 - 3pq) \qquad E(\theta^4) = 16(p^4 + q^4) + 4pq(p^2 + q^2)$$

La moyenne $= 2(p - q)d + 12pqh + 4pq(p - q)v + 4pq\,(p^2 + q^2)w$

La variance ($v = w = 0$) $= 4pqd^2 + 12pq(3 - 10pq)h^2 - 24pq(p - q)dh$

IV.3. LE MODELE STATISTIQUE.

Le développement d'un modèle statistique général est dû à KEMPTHORNE (1954) et ses collaborateurs. Les divers paramètres de ce modèle sont définis par rapport à une population panmictique et sont des fonctions des fréquences alléliques. Le multiallélisme ne présente aucun problème. KEMPTHORNE (1955) lui-même envisagea le cas des tétraploïdes en équilibre panmictique. Le modèle a été repris et développé pour des cas non panmictiques ou non équilibrés par J. BOUFFETTE (1966) et par GALLAIS (1967, 1974a). J. BOUFFETTE (1966) et A.R. BOUFFETTE(1966) acceptèrent aussi l'existence de la ségrégation pseudo-équationnelle.

Selon ce modèle un génotype diploïde aux allèles i, j a la valeur (pour un locus)

$$A_iA_j = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

et un génotype tétraploïde est représenté ainsi :

$$A_iA_jA_mA_n = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \alpha_m + \alpha_n + \beta_{ij} + \beta_{im} + \beta_{in} + \beta_{jm} + \beta_{jn} + \beta_{mn} + \gamma_{ijm} + \gamma_{ijn} + \gamma_{imn} + \gamma_{jmn} + \delta_{ijmn}$$

Les paramètres sont définis dans la population selon la méthode des moindres carrés pour que chaque étape rende compte du maximum de la variabilité.

Ainsi chez les diploïdes :

$$\mu = \Sigma_{ij} p_i p_j A_i A_j \qquad \alpha_i = \Sigma_j p_j A_i A_j - \mu$$

$$\beta_{ij} = A_iA_j - \alpha_i - \alpha_j - \mu$$

Chez les tétraploïdes :

$$\mu = \Sigma_{ijmn} p_i p_j p_m p_n A_i A_j A_m A_n$$

$$\alpha_i = \Sigma_{jmn} p_j p_m p_n A_i A_j A_m A_n - \mu$$

$$\beta_{ij} = \Sigma_{mn} p_m p_n A_i A_j A_m A_n - \alpha_i - \alpha_j - \mu$$

./.

$$\gamma_{ijm} = \sum_n p_n A_i A_j A_m A_n - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_m - \beta_{ij} - \beta_{im} - \beta_{jm} - \mu$$

$$\delta_{ijmn} = A_i A_j A_m A_n - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_m - \alpha_n - \beta_{ij} - \beta_{im} - \beta_{in} - \beta_{jm} - \beta_{jn} - \beta_{mn} - \gamma_{ijm} - \gamma_{ijn} - \gamma_{imn} - \gamma_{jmn} - \mu$$

Dans la population panmictique :

$$E\alpha_i = E\beta_{ij} = E\gamma_{ijm} = E\delta_{ijmn} = 0$$

Chez les diploïdes :

$\sigma_A^2 = 2E\alpha_i^2$ la variance additive ;

$\sigma_D^2 = E\beta_{ij}^2$ la variance de dominance.

Chez les tétraploïdes :

$\sigma_A^2 = 4E\alpha_i^2$ la variance additive ;

$\sigma_D^2 = 6E\beta_{ij}^2$ la variance de dominance;

$\sigma_T^2 = 4E\gamma_{ijm}^2$ la variance des interactions entre 3 allèles ;

$\sigma_Q^2 = E\delta_{ijmn}^2$ la variance de l'interaction entre 4 allèles.

La variance génétique de la population

$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$ diploïde ;

$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_T^2 + \sigma_Q^2$ tétraploïde.

Nous pouvons représenter les modèles métriques en ces termes de conception statistique, exercice déjà entrepris par LI(1957), HILL (1971), et GALLAIS (non publié). Pour le cas de biallélisme au niveau diploïde, d h -d (par rapport à la moyenne des homozygotes), nous avons :

$$\mu = (p - q)d + 2pqh$$

$$\alpha_i = q\{d - (p - q)h\} \qquad \alpha_j = -p\{d - (p - q)h\}$$

$$\beta_{ii} = -2q^2h \qquad \beta_{ij} = 2pqh$$

$$\beta_{jj} = -2p^2h$$

$$\sigma_A^2 = 2pq\{d - (p - q)h\}^2$$

$$\sigma_D^2 = 4p^2q^2h^2$$

Notons que si $h = 0$, $\beta_{ii} = \beta_{ij} = \beta_{jj} = \sigma_D^2 = 0$

Pour notre modèle tétraploïde

génotype	a_i^4	$a_i^3a_j$	$a_i^2a_j^2$	$a_ia_j^3$	a_j^4
phénotype	2d	d+3h+v+w	4h	-d+3h-v+w	-2d

$$\mu = 2(p - q)d + 12pqh + 4pq(p - q)v + 4pq(p^2 + q^2)w,$$

ce que nous avons déjà trouvé en utilisant le paramètre θ.

$$\alpha_i = qd' \qquad \alpha_j = -pd'$$

$$\beta_{ii} = -2q^2h' \qquad \beta_{ij} = 2pqh'$$

$$\beta_{jj} = -2p^2h'$$

$$\gamma_{iii} = -2q^3v' \qquad \gamma_{iij} = 2pq^2v'$$

$$\gamma_{ijj} = -2p^2qv' \qquad \gamma_{jjj} = 2p^3v'$$

$$\delta_{iiii} = -8q^4w \qquad \delta_{iiij} = 8pq^3w$$

$$\delta_{iijj} = -8p^2q^2w \qquad \delta_{ijjj} = 8p^3qw$$

$$\delta_{jjjj} = -8p^4w$$

$$d' = d - 3(p - q)h - (1 - 6pq)v - (p - q)^3 w$$

$$h' = h + (p - q)v + (p - q)^2 w$$

$$v' = v + 2(p - q)w$$

On peut vérifier que ces expressions de notre modèle correspondent à celles de LI (1957), de HILL (1971) et de GALLAIS (en préparation).

Nous avons :

$$\sigma_A^2 = 4pqd'^2$$

$$\sigma_D^2 = 24p^2q^2h'^2$$

$$\sigma_T^2 = 16p^3q^3v'^2$$

$$\sigma_Q^2 = 64p^4q^4w^2$$

Notons que :

$$\sigma_Q^2 = 0 \quad \text{si } w = 0$$

$$\sigma_T^2 = 0 \quad \text{si } v = w = 0$$

$$\sigma^2 = 0 \text{ si } h = v = w = 0$$

IV.4. COMPARAISON DES VARIANCES DIPLOIDE ET TETRAPLOIDE.

Nous sommes maintenant en mesure de comparer les variances de populations panmictiques isogéniques aux deux niveaux de ploïdie, d'abord dans la situation de biallélisme.

IV.4.1. Equivalence des effets génétiques.

En supposant l'écart entre les deux homozygotes égal pour les deux niveaux, et le duplex équivalent aux 2/3 de l'hétérozygote diploïde nous avons :

Diploïde	$a_i a_i$	$a_i a_j$	$a_j a_j$
	d_D	h_D	$-d_D$
Tétraploïde	a_i^4	$a_i^2 a_j^2$	a_j^4
	$2d_T$	$4h_T$	$-2d_T$

$$d_D = 2d_T$$

$$h_D = 6h_T$$

En remplaçant d_D par $2d_T$, et h_D par $6h_T$ dans les formules diploïdes nous avons :

$$\sigma_A^2 = 8pq\{d - 3(p - q)h\}^2$$

$$\sigma_D^2 = 144p^2q^2h^2$$

Au niveau tétraploïde, si v = w = 0,

$$\sigma_A^2 = 4pq\{d - 3(p - q)h\}^2$$

$$\sigma_D^2 = 24\ p^2q^2h^2$$

Ainsi avec ces hypothèses, les variances additives et de dominance dans une population panmictique sont deux fois et six fois moindres respectivement au niveau tétraploïde, quelles que soient les fréquences alléliques, ce qui a amené certains auteurs à conclure que la variance utilisable serait probablement réduite chez les tétraploïdes (par exemple LICHTER, 1975). La conclusion serait similaire si nous supposions le duplex équivalent à l'hétérozygote diploïde, c'est-à-dire si $h_D = 4h_T$.

σ_D^2 étant réduite par un facteur plus important que σ_A^2, σ_A^2/σ_D^2 serait plus grand au niveau tétraploïde. L'effet sur l'héritabilité au sens étroit, $\sigma_A^2/(\sigma_G^2 + \sigma_E^2)$ dépend de l'importance de σ_E^2, la variance due au milieu.

Considérons quelques cas particuliers, en employant toujours les d, h tétraploïdes.

IV.4.2. Dominance complète de l'un des allèles.

Diploïde $3h = d$

$$\sigma_A^2 = 32pq^3d^2$$

$$\sigma_D^2 = 16p^2q^2d^2$$

Tétraploïde $2h = -v = 2w = d$

$$\sigma_A^2 = 64pq^7d^2$$

$$\sigma_D^2 = 96p^2q^6d^2$$

$$\sigma_T^2 = 64p^3q^5d^2$$

$$\sigma_Q^2 = 16p^4q^4d^2$$

Les variances tétraploïdes augmentent plus rapidement avec q, la fréquence de l'allèle récessif (figure IV.1), et dépassent les valeurs diploïdes quand $q > 0,84$, $q > 0,64$ pour l'additivité et la dominance respectivement, c'est-à-dire quand l'allèle récessif est très fréquent. La variance non additive totale tétraploïde dépasse la variance de dominance diploïde quand $q > 0,57$.

Notons aussi que si $\sigma_A^2 > \sigma_D^2$ au niveau diploïde dès que $q > 0,33$, ce n'est le cas au niveau tétraploïde que si $q > 0,6$. Compte tenu des variances σ_T^2 et σ_Q^2 la proportion additive de la variance génétique totale σ_A^2/σ_G^2 est plus importante au niveau diploïde que tétraploïde quelles que soient les fréquences alléliques.

IV.4.3. Dominance de duplex.- dominance de l'un des allèles dans le duplex mais équivalence des simplex et nulliplex (observé par exemple par STANFORD, 1959, pour un caractère de feuilles chez Medicago sativa).

FIGURE IV. 1

EVOLUTION DES VARIANCES AVEC LES FREQUENCES ALLELIQUES

Hypothèse de dominance simple.

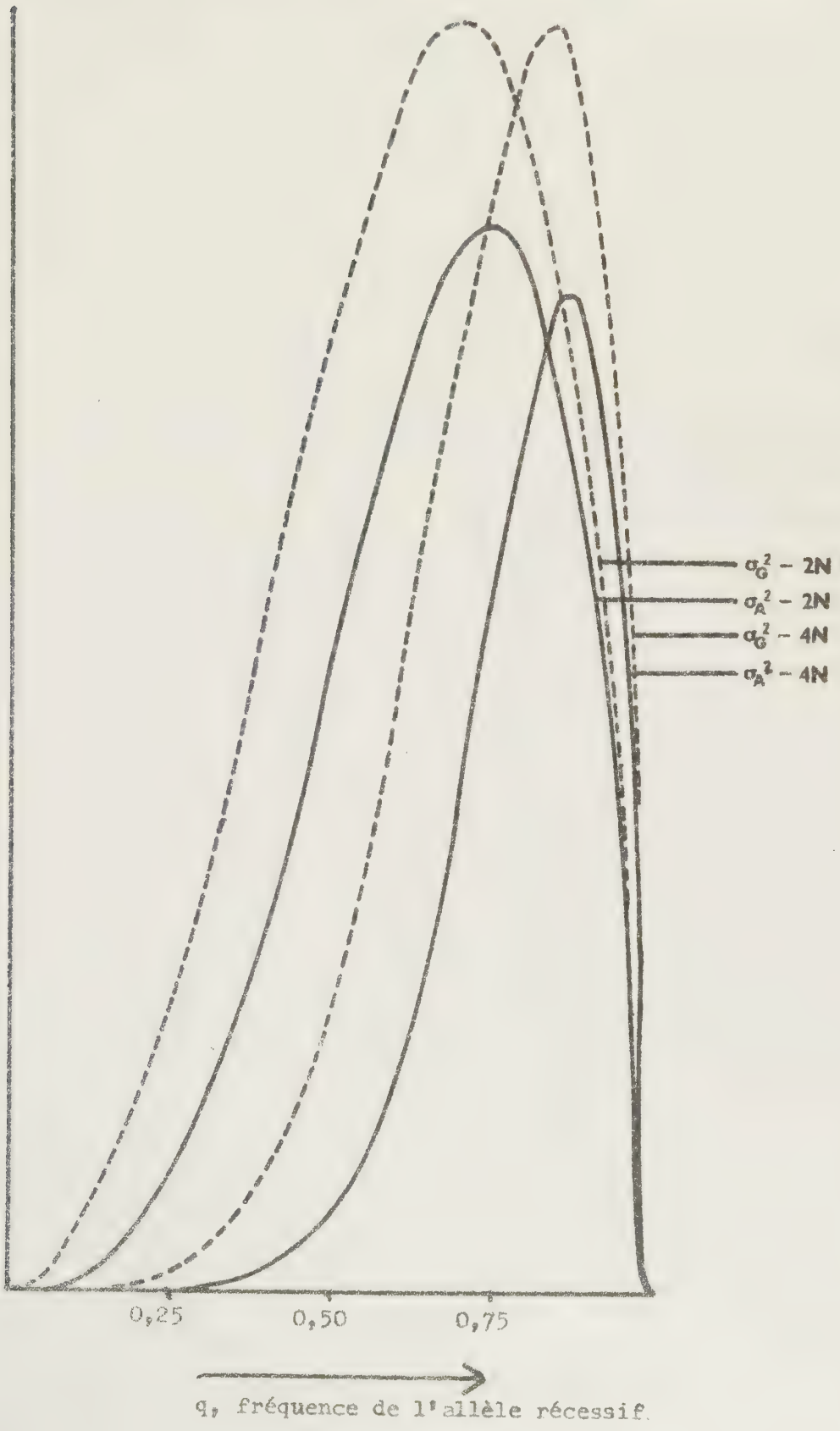
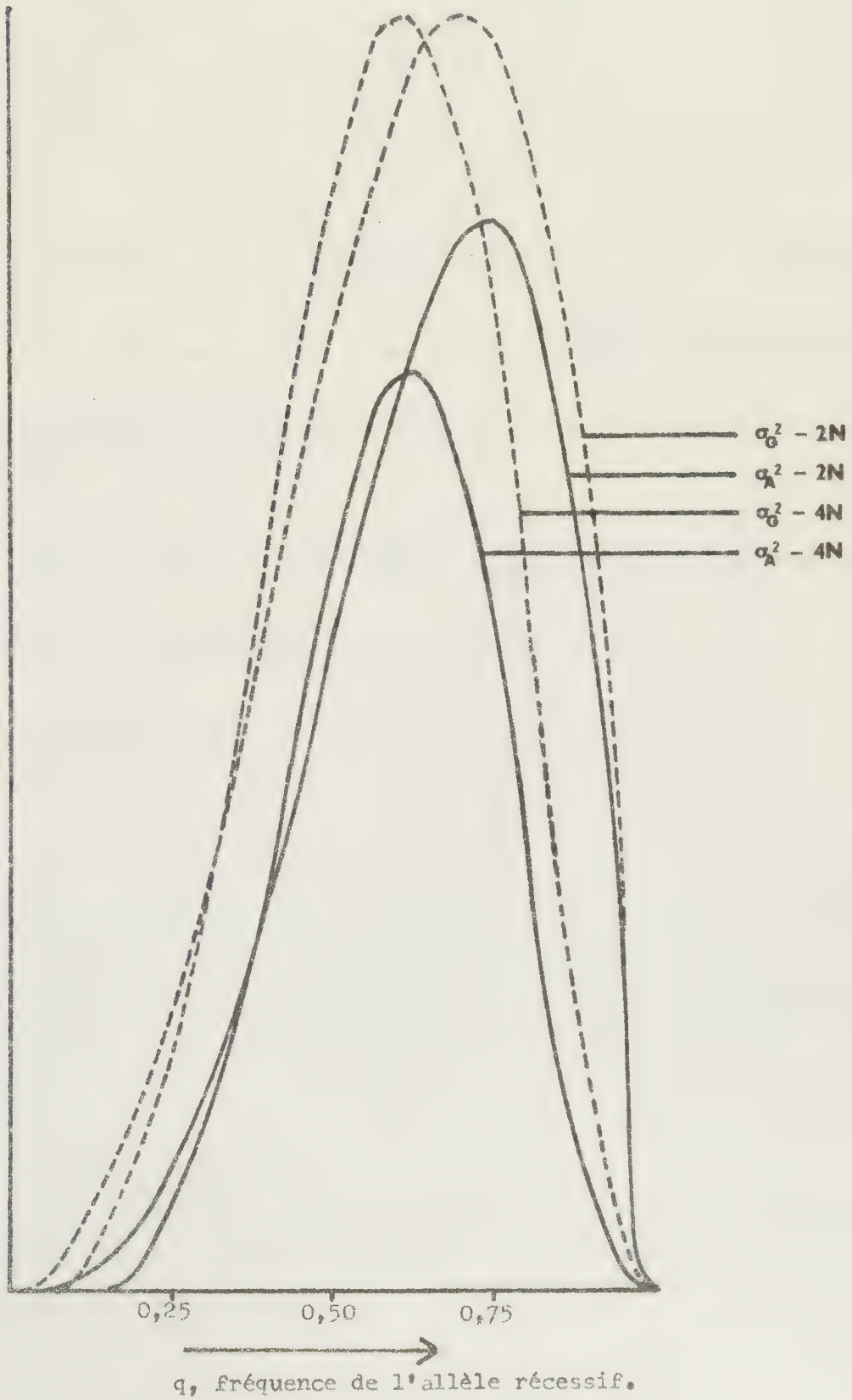


FIGURE IV. 2

EVOLUTION DES VARIANCES AVEC LES FREQUENCES ALLELIQUES

Hypothèse de dominance de duplex.



Diploïde même situation que IV.4.2.

Tétraploïde $6h = 3v = -2w = 3d$

$$\sigma_A^2 = 576p^3q^5d^2$$

$$\sigma_D^2 = 96p^2q^4(2p - q)^2d^2$$

$$\sigma_T^2 = 64p^3q^3(p - 2q)^2d^2$$

$$\sigma_Q^2 = 144p^4q^4d^2$$

σ_A^2 est plus grande chez les tétraploïdes pour les valeurs intermédiaires de q ($0,38 < q < 0,62$), mais σ_D^2 ne l'est que si $q > 0,82$ (figure IV.2). La variance non additive tétraploïde dépasse la variance de dominance diploïde si $q > 0,27$.

Chez les tétraploïdes le rapport σ_A^2/σ_G^2 est plus important dans ce cas que dans le cas précédent, sauf si $q > 0,83$.

Notons aussi que $\sigma_D^2 = 0$ si $q = 0,67$

$$\sigma_T^2 = 0 \text{ si } q = 0,33$$

Nous pouvons donc dire que si la variance génétique, et en particulier la variance de dominance, est plus importante chez les diploïdes pour la situation simplifiée souvent envisagée ($v = w = 0$, $d_T = d_{D/2}$, $h_T = h_{D/6}$), ce n'est plus toujours le cas ni dans l'hypothèse de dominance complète (IV.4.2) ni, surtout, dans celle d'une dominance partielle telle que définie pour le cas de IV.4.3.

IV.4.4. Effet du paramètre v.

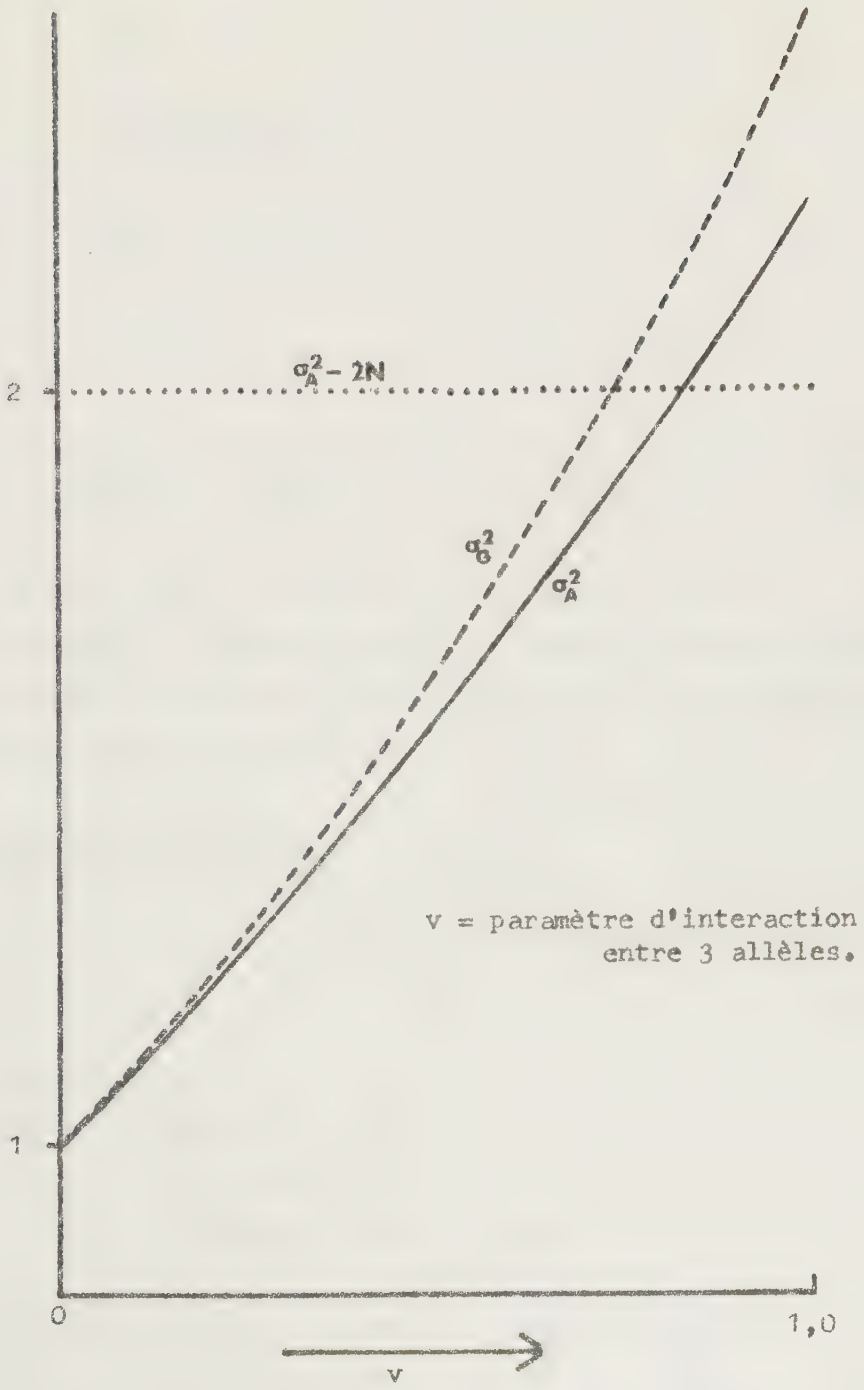
Ayant considéré ces cas précis avec des fréquences variables d'allèles, regardons l'effet du paramètre v (associé à l'écart entre les triplex et simplex) dans une population où

$$p = q = 0,5 \; ; \; h = w = 0 \; ; \; d = 1$$

Avec $h = w = 0$, nous ne pouvons plus parler de dominance.

FIGURE IV. 3

EVOLUTION DE LA VARIANCE TETRAPLOIDE AVEC v.



Diploïde	$a_i a_i$	$a_i a_j$	$a_j a_j$		
	2	0	-2		
Tétraploïde	a_i^4	$a_i^3 a_j$	$a_i^2 a_j^2$	$a_i^3 a_j$	a_j^4
	2	1+v	0	-1-v	-2

Chez les diploïdes

$$\sigma_A^2 = 2 \qquad \sigma_D^2 = 0$$

Chez les tétraploïdes

$$\sigma_A^2 = (2 + v)^2/4$$

$$\sigma_T^2 = v^2/4, \qquad \sigma_D^2 = \sigma_Q^2 = 0$$

La variance tétraploïde totale dépasse la variance diploïde quand $v = 0,73$; la variance additive seule la dépasse quand $v = 0,83$ (figure IV.3).

Si $2p = q$ (ou $p = 2q$) ces seuils sont à 0,78 et à 1,0 respectivement. C'est-à-dire que les variances additives seraient les mêmes aux deux niveaux de ploïdie pour le cas $2p = q$ si les simplex et triplex équivalent aux nulliplex et quadruplex respectivement.

IV.4.5. Cas du multiallélisme.

Considérons une population panmictique avec à un locus quatre allèles équifréquents a, b, c, d dont les effets sont identiques mais entre lesquels il y a interaction.

Nous écrivons :

Diploïdes	génotype	aa	ab		
	phénotype	0	h		
	fréquence	0,25	0,75		
Tétraploïdes	génotype	aaaa	aaab	aabb	aabc	abcd
	phénotype	0	3s	4s	5s+2t	6s+4t+u
	fréquence	0,0156	0,1875	0,1406	0,5625	0,0938

Diploïdes $\mu = 0{,}75\ h$ $\sigma_A^2 = 0$

$\sigma_D^2 = 3h^2/16$

Tétraploïdes $\mu = 4{,}5s + 1{,}5t + 0{,}0938u$

$\sigma_A^2 = 0$

$\sigma_D^2 = 9(s + t + 0{,}125u)^2/8$

$\sigma_T^2 = 3(0{,}5t + 0{,}125u)^2/2$

$\sigma_Q^2 = 45(0{,}125u)^2/16$

Il est évident que les variances peuvent prendre toutes les valeurs qu'on veut si s, t et u sont choisis convenablement. Considérons le cas où $6s = h = 1$, $u = 0$, et regardons l'effet de t. Si t aussi était zéro, les moyennes des deux niveaux de ploïdie seraient égales.

Diploïdes $\sigma_D^2 = 3/16$

Tétraploïdes $\sigma_D^2 = (1 + 6t)^2/32$

$\sigma_T^2 = 3t^2/8$

Les variances de dominance et totale tétraploïdes seront plus grandes que la variance diploïde si $t > 0{,}24$, $t > 0{,}22$ respectivement. Dans le premier cas les phénotypes seront :

Diploïdes	génotype	aa	ab			
	phénotype	0	1			
Tétraploïdes	génotype	aaaa	aaab	aabb	aabc	abcd
	phénotype	0	0,5	0,67	1,32	1,97

Il faut donc concevoir des phénotypes tétraploïdes qui dépassent assez largement la gamme diploïde. Si nous avions donné une valeur à u, le trigénique aurait été moins et le tétragénique plus grand pour le même effet. Une augmentation du nombre d'allèles réduit la valeur de t nécessaire à l'équivalence des variances de dominance, mais les génotypes multialléliques auront

toujours un avantage. Pour 10 allèles les valeurs des trigéniques et tétragéniques seront respectivement 1,13 et 1,60.

Il nous serait possible de concevoir d'autres cas mais ce serait fastidieux et de valeur douteuse. Les cas examinés permettent de constater que la variance tétraploïde (additive comme non additive) peut être plus importante que la diploïde dans des situations vraisemblables : soit, dans le cas de simple dominance, si l'allèle récessif est très fréquent, soit si les structures particulières à l'état tétraploïde ont quelque importance (les paramètres v, t). Si la variance est uniquement additive, la variance tétraploïde ne sera plus grande que si l'écart entre les homozygotes est élargi.

IV.5. LE PROBLEME DE LA CONSANGUINITE.

Si ce modèle statistique permet de calculer les variances de populations non consanguines et les corrélations entre individus apparentés dans de telles populations, il est mal adapté à rendre compte de la présence de la consanguinité. Deux approches à ce problème peuvent être envisagées.

IV.5.1. Resituation des paramètres.

KEMPTHORNE (1958) envisagea une population avec un taux uniforme de consanguinité, et redéfinit les paramètres (toujours par la méthode des moindres carrés) pour les resituer dans cette population. Il avoua que l'intérêt principal de ce développement était de plaire à l'esprit.

Chez les tétraploïdes un taux uniforme de consanguinité peut être dû, comme chez les diploïdes, aux modalités de croisement, et aussi à la ségrégation pseudo-équationnelle. Pour un locus à fréquence Δ de gamètes portant des chromatides soeurs (Δ correspond au $\alpha_{/2}$ de MATHER, 1935, 1936 et de DEMARLY, 1963) dans une population panmictique, le coefficient de consanguinité à la génération n,

$$F_n = \{\Delta + (1 - \Delta) F_{n-1}\}/3$$

A l'équilibre $F_n = \Delta/(2 + \Delta)$

En fait Δ varie selon le génotype, le milieu et, surtout, le locus.

Poursuivant la méthode de KEMPTHORNE nous dérivons un paramètre, α'_i, effet additif de l'allèle i dans la population consanguine.

Pour le cas de panmixie, la moyenne

$$\mu' = (1 - F')^2 \Sigma_{ijmn}\, p_i p_j p_m p_n A_i A_j A_m A_n + 2F'(1 - F') \Sigma_{ijm} p_i p_j p_m A_i A_i A_j A_m + F'^2 \Sigma_{ij} p_i p_j A_i A_i A_j A_j$$

où F' est la fréquence d'homogamètes.

$F' = \Delta + (1 - \Delta)F$, $= 3F$ en régime de panmixie que nous considérons.

$$\alpha'_i = \{(1 - F')^2 \Sigma_{jmn} p_j p_m p_n A_i A_j A_m A_n + F'^2 \Sigma_j p_j A_i A_i A_j A_j + F'(1 - F') \Sigma_{jm} p_j p_m (A_i A_i A_j A_m + A_i A_j A_j A_m)\}/(1 + F') - \mu'$$

On peut exprimer ces paramètres en fonctions de ceux définis dans la population non consanguine.

$$\sigma_A^2 = 4(1 + F') \Sigma_i p_i \alpha_i'^2$$

Cette méthode qui resitue les paramètres dans la population consanguine pourrait avoir l'avantage d'exprimer la variance additive de la population avec laquelle travaille le sélectionneur, c'est-à-dire qu'elle laisserait prévoir l'effet éventuel de la sélection. Les expériences génétiques devraient être conçues et interprétées pour calculer cette variance.

Le sélectionneur qui aborde un travail sur les tétraploïdes artificiels n'a pas affaire à un taux stable de consanguinité, mais à un niveau élevé de départ, dû à l'état duplex de son matériel, augmenté peut-être par l'autofécondation des C_0, mais qui diminuera ensuite, même en présence d'une ségrégation pseudo-équationnelle.

IV.5.2. Les relations d'identité.

Une autre approche du problème de la consanguinité est de définir les relations d'identité. Si WRIGHT (1921) a abordé la quantification de la consanguinité, ce fut MALECOT (1948) qui définit le premier le coefficient de consanguinité comme la probabilité que les deux gènes à un locus diploïde soient identiques par descendance, et le coefficient de parenté entre deux

individus comme la probabilité que deux gènes pris au hasard au même locus, un dans chaque individu, soient identiques par descendance.

La notion d'identité fut considérablement généralisée par GILLOIS (1964) qui fit intervenir la théorie des ensembles et distingua des coefficients d'ordre et de rang différents selon le nombre de gènes et de zygotes considérés. Chez les tétraploïdes le cas d'un locus avec ségrégation pseudo-équationnelle fut examiné en régime d'autofécondation par A.R. BOUFFETTE (1966) et pour les covariances entre apparentés quelconques dans une population consanguine issue d'une panmictique par J. BOUFFETTE (1966). GALLAIS aussi étudia les covariances dans une population consanguine, ainsi que les moyennes (1967), et étendit la méthode pour rendre compte de paires de loci en interaction (1974b - la relation de lien) et aussi d'un déséquilibre panmictique (1974a - la relation par association gamétique, propre aux autopolyploïdes).

Ainsi arrive-t-on à exprimer en paramètres définis dans une éventuelle population panmictique, la moyenne de toute population dérivée et les covariances entre apparentés dans son sein. Pour un seul locus tétraploïde, et sans le problème de déséquilibre panmictique, il y a 61 termes si on tient compte de toutes les interactions possibles entre allèles (J. BOUFFETTE, 1966). Seule une expérience énorme permettrait de calculer ces coefficients avec quelque précision. Des simplifications sont à rechercher.

D'après GALLAIS (communication personnelle, et voir 1976b), pour un ensemble de données les coefficients d'identité sont très corrélés en groupes et il est possible d'en dégager quelques composantes principales qui rendent compte de la majeure partie de la variation. Cela serait une simplification établie statistiquement.

Une autre façon de simplifier les calculs est de supposer certaines contraintes sur la situation génétique. Ainsi il est courant de supposer insignifiants les effets d'épistasie. Nous l'avons fait tout au long de ce chapitre. Chez les tétraploïdes nous pourrons faire abstraction des interactions entre trois et quatre allèles.

Cette pratique d'ignorer les interactions d'ordre supérieur peut être justifiée par le fait que la méthode des moindres carrés, qui définit les paramètres, cherche à chaque étape à minimiser le résidu, ce qui revient

à expliquer le plus de variabilité possible par les effets simples et les interactions d'ordre inférieur. Il convient de souligner encore ici que ce modèle de KEMPTHORNE, développé depuis par les travaux d'autres chercheurs, est un modèle statistique. Nous avons vu que FISHER (1918) trouva déjà que la dominance, classiquement comprise, entrait dans l'expression de l'effet additif (statistique) d'un gène. Dans le cas que nous venons de considérer (IV.4.4.) où varia le paramètre v, associé biologiquement aux interactions d'ordre supérieur, la variance additive fut toujours la plus importante, et v y contribua. De même, pour le cas de multiallélisme avec variance additive nulle (IV.4.5.), où le paramètre t joua un rôle essentiel dans la variation, la variance de dominance fut quand même presque neuf fois plus importante que celle des interactions entre trois allèles.

Les corrélations entre coefficients qui permettent de trouver des composantes principales justifient aussi une simplification a priori du modèle. Les coefficients de l'épistasie en particulier sont très corrélés avec ceux des effets à un locus et donc l'épistasie est en grande partie assimilée aux paramètres estimés pour les effets simples.

Sur le plan rigoureux donc, faire abstraction des interactions d'ordre supérieur est les supposer nulles, mais sur le plan de l'expérimentation avec ses marges d'erreur, c'est supposer que les effets simples et les interactions des premiers ordres en rendent largement compte.

Comme autre approche à l'imposition de contraintes sur les mécanismes génétiques on pourrait supposer le cas de biallélisme, et il convient de reconnaître encore que certains ont pu bien représenter sous cette hypothèse la variabilité de diverses populations examinées. Il nous semble que la validité de cette hypothèse dépend du sens qu'on donne aux termes "gène" et "locus". A un site précis et localisé sur le chromosome (le lieu d'une mutation simple) le biallélisme peut être admis comme hypothèse. Mais en génétique quantitative nous n'avons guère accès à ces lieux, car ils semblent être groupés en fragments de chromosome qui passent d'une génération à l'autre comme autant d'ensembles.

Ainsi les calculs du nombre de gènes intervenant sur un caractère quantitatif (voir MATHER et JINKS, 1971) ont abouti à des chiffres assez bas, ce qui a amené MATHER et ses collaborateurs à parler de "facteurs effectifs", notion plutôt statistique puisque basée sur les résultats de calculs de probabilité, mais que rejoint le "linkat" proposé par DEMARLY, 1968, 1971) qui,

lui, est défini à partir de considérations biologiques. MATHER et JINKS (1971) (qui tiennent à la notion classique des polygènes) font appel à la création par la sélection d'ensembles de gènes liés pour expliquer les résultats de THODAY (1961 ; SPICKETT et TODAY, 1966) qui trouva qu'un nombre limité (3 ou 4) de facteurs localisables contrôlaient la majeure partie de la variation d'un caractère quantitatif dans son matériel.

Or, il est difficile à admettre le biallélisme si les facteurs en cause sont des linkats à l'intérieur desquels il y a ségrégation à plusieurs sites. Il nous semble donc que le biallélisme n'est admissible (sauf quand il s'agit de la descendance d'un croisement entre lignées) que lorsqu'on applique une analyse qui tienne bien compte du linkage.

Regardons néanmoins la situation biallélique, et reprenons les paramètres déjà calculés.

Les complications introduites dans l'analyse par la consanguinité sont dues aux espérances généralement non nulles des produits de paramètres tels :

$$E\alpha_i\beta_{ii},\ E\alpha_i\gamma_{iii},\ E\alpha_i\gamma_{ijj},\ E\alpha_{ij}\gamma_{ijj},\ \cdots\cdots$$

Seuls sont généralement d'espérance nulle les produits où interviennent au moins un allèle indépendant des autres, tels :

$$E\alpha_i\beta_{ij},\ E\beta_{ii}\gamma_{iij},\ E\beta_{ij}\gamma_{ijm},\ \cdots\cdot$$

Pour notre cas de biallélisme,

$$E\alpha_i\beta_{ii} = p(qd')(-2q^2h') + q(-pd')(-2p^2h')$$

$$= 2pq(p^2 - q^2)d'h'$$

$$= 2pq(p - q)d'h'$$

$$= 0 \text{ si } p = q$$

$$E\alpha_i\gamma_{iii} = p(qd')(-2q^3v') + q(-pd')(2p^3v')$$

$$= -2pq(p^3 + q^3)d'v'$$

$$\neq 0 \text{ même si } p = q$$

$$E\beta_{ij}\gamma_{ijj} = p^2(-2q^2h')(-2q^3v') + pq(2pqh')(2pq^2v') + pq(2pqh')(-2p^2qv')$$

$$+ q^2(-2p^2h')(2p^3v')$$

$$= -4p^2q^2(p - q)(p + q)^2h'v'$$

$$= 0 \text{ si } p = q$$

Ces exemples suffisent à établir la méthode de calcul. Il en résulte que tous les produits en $\alpha\beta$, $\beta\gamma$, $\alpha\delta$, $\gamma\delta$, sont d'espérance nulle si $p = q$, mais que ceux en $\alpha\gamma$, $\beta\delta$ ne le sont pas.

$E\beta_{ii}\delta_{ijjj} = E\beta_{ij}\delta_{iijj} = 0$, ainsi que toute combinaison où intervient un allèle à nombre impair, sont des exceptions.

$$\{E\gamma_{iii}\}^2 = E\delta_{iijj}\,\delta_{ijmm} = \ldots\ldots = 0$$

En plus,

$$E\beta_{ii}^2 = 4pq(p^2 - pq + q^2)h'^2$$

Pour $p = q$,

$$E\beta_{ii}^2 = 4p^2q^2h'^2 = E\beta_{ij}^2$$

De même,

$$\{E\beta_{ii}\}^2 = \{2pq(p + q)h'\}^2 = 4p^2q^2h'^2 = E\beta_{ij}^2$$

$$E\gamma_{ijj}\gamma_{imm} = E\gamma_{iii}^2 = E\gamma_{ijm}^2$$

$$E\delta_{ijmm}\delta_{ijnn} = \{E\delta_{iijj}\}^2 = E\delta_{iijj}^2 = E\delta_{ijmn}^2$$

$$E\alpha_i\gamma_{iii} = E\alpha_i\gamma_{ijj}$$

$$E\beta_{ii}\delta_{iiii} = E\beta_{ii}\delta_{iijj} = E\beta_{ij}\delta_{ijmm}$$

Ces résultats que nous avons établis de façon indépendante avaient déjà été trouvés par GALLAIS (communication personnelle), qui a aussi montré leur généralité pour tout niveau de ploïdie. Ils sont basés effectivement sur des hypothèses restrictives (deux allèles équifréquents) mais nous allons supposer que s'ils ne sont pas exacts en général, ils approchent de la réalité compte tenu des autres sources de variabilité.

Ainsi la variance d'une population consanguine, comme les covariances entre apparentés dans son sein, peut s'exprimer selon deux sous-modèles restrictifs.

1) Absence d'interaction entre plus que deux allèles, avec les termes,

$$E\alpha_{i}^{2},\ E\beta_{ij}^{2},\ E\beta_{ii}^{2},\ E\alpha_{i}\beta_{ii},\ \{E\beta_{ii}\}^{2},$$

$$E\alpha\alpha_{i,m}^{2},\ E\alpha\beta_{m,ij}^{2},\ E\beta\beta_{ij,mn}^{2}$$

les trois derniers termes étant d'épistasie entre deux loci.

2) Deux allèles équifréquents, avec les termes,

$$E\alpha_{i}^{2},\ E\beta_{ij}^{2},\ E\gamma_{ijm}^{2},\ E\delta_{ijmn}^{2},\ E\alpha_{i}\gamma_{ijj},\ E\beta_{ij}\delta_{ijmn}$$

auxquels nous pourrons ajouter ,

$$\{E\beta_{ii}\}^{2},\ \{E\beta_{ii}\}\{E\delta_{iijj}\},\ \{E\delta_{iijj}\}^{2}$$

ou des termes d'épistasie.

Ces deux sous-modèles nous serviront quand nous chercherons à interpréter nos résultats expérimentaux en termes de paramètres génétiques.

CHAPITRE V

-:-:-:-:-:-

RESULTATS : EFFETS MOYENS DE LA PLOIDIE

-:-:-:-:-:-

V.1. DONNEES CYTOLOGIQUES DES TETRAPLOIDES.

Parmi les nombreuses descendances (F_1 et d'autofécondation) des clones issus du traitement à la colchicine dont les chromosomes furent contrôlés, la majorité étaient entièrement diploïdes ou tétraploïdes. Des 33 familles F_1 supposées tétraploïdes contrôlées par le Service de Contrôle des Semences à la Minière, 14 étaient tétraploïdes, 2 diploïdes et 15 un mélange d'individus aux deux niveaux de ploïdie. Des 434 graines contrôlées dans les familles mixoploïdes, 107 étaient diploïdes et 326 tétraploïdes. Le taux de tétraploïdie variait de 9 % à 97 %. Une seule graine triploïde fut notée, dans une famille à 90 % tétraploïde.

Lors de comptages faits par nous-mêmes, toujours pour des familles mixoploïdes, 82 des 191 individus contrôlés étaient diploïdes, 103 tétraploïdes et 2 triploïdes. Comme l'individu observé à la Minière, ces triploïdes furent trouvés dans une famille à forte dominance tétraploïde (83 %). Quatre plantes avaient des effectifs chromosomiques proches du niveau pentaploïde.

L'existence d'un lot de graines à ploïdie mixte laisse supposer la présence ensemble de pollen et d'ovules des deux niveaux, ce qui devrait permettre la formation de zygotes triploïdes. La très faible fréquence de triploïdes montre que la pollinisation, ou au moins la maturation des ovules fécondés, ne s'est pas faite au hasard. WIT (1954) trouva des triploïdes dans des familles C_1 mixoploïdes de Lolium perenne mais n'en précise pas la fréquence. GRIFFITHS et PEGLER (1966) observèrent une fréquence très faible de triploïdes portés sur des plantes-mères tétraploïdes en présence de diploïdes au champ. Dans une étude ultérieure plus détaillée (toujours sur le ray-grass anglais), GRIFFITHS, PEGLER et THONGCHAI TONGUTHAISRI (1971) remarquèrent que la fécondation des ovules tétraploïdes par du pollen diploïde était fréquente, mais que le développement de la graine était mauvais, en particulier la reconstitution de l'endosperme, et la germination était réduite. Très peu de plantules triploïdes s'établissaient. Cet isolement génétique vite créé a été cité comme un des facteurs qu'un changement de ploïdie aurait

pu apporter au processus d'évolution (STEBBINS, 1950).

Les comptages à la Minière ayant été faits sur graines germées, il semblerait d'après les résultats de GRIFFITHS et al que les graines ratatinées triploïdes aient été éliminées lors du battage.

Pour 293 individus tétraploïdes le nombre précis de chromosomes a pu être établi. 69 % étaient euploïdes.

Tous les chiffres déjà cités ont été relevés sur des familles C_1. Dans les descendances synthétiques la fréquence des euploïdes était de 84 % et parmi les plantes sélectionnées dans la génération III de cette population elle était de 88 %. Ce dernier chiffre peut être une sous-estimation car nous avons contrôlé beaucoup d'individus pris au hasard ou sélectionnés pour une croissance lente, et peu sélectionnés pour une croissance rapide, mais les aneuploïdes n'étaient pas plus nombreux parmi le groupe lent que parmi les plantes prises au hasard.

Cette dernière constatation est surprenante et réconfortante. Elle suggère que notre sélection a relevé des plantes dotées de gènes contrôlant une évolution lente, et non pas des plantes globalement faibles, lesquelles tendent à être plus fréquentes dans la fraction hypoploïde. Des plantes notées comme très faibles lors des récoltes pour l'analyse de croissance furent contrôlées, et elles non plus ne comprenaient pas de fraction élevée d'hypoploïdes.

Il est à noter que cette synthétique avait été constituée à partir de parents C_0, donc probablement euploïdes, mais qu'il n'y a pas eu de contrôles cytologiques lors de la formation des générations ultérieures.

Nous avons procédé par un simple dénombrement des chromosomes et il est possible que quelques uns des génotypes à 28 chromosomes aient été trisomiques pour un chromosome et pentasomiques pour un autre. Mais nous pouvons supposer que de tels génotypes seraient beaucoup plus rares que ceux à 27 et 29 chromosomes (9 et 7 % respectivement pour les populations synthétiques). SIMONSEN (1975) ne trouva pas de tels aneuploïdes doubles complémentaires lors d'observations des méioses.

Les fréquences d'aneuploïdie que nous avons observées sont donc plutôt basses. SIMONSEN (1975) avait déjà trouvé un taux d'aneuploïdie plus

bas chez F. pratensis (29 %) que chez L. perenne. Nos résultats sur familles F_1 sont comparables à ceux cités par SIMONSEN, et dans les populations plus avancées nos fréquences d'aneuploïdie sont encore inférieures.

V.2. LES MOYENNES DES FAMILLES ET DES POPULATIONS AU STADE DE PLANTULE.

Le tableau V.1 résume les moyennes des deux niveaux de ploïdie pour les caractères de plantule observés lors des diverses expériences réalisées. Le diallèle F_2 n'est pas inclus puisque l'écart de 6 jours des dates de repiquage a beaucoup défavorisé les tétraploïdes.

Les résultats proviennent de blocs propres à chaque niveau de ploïdie, alternés pour le diallèle à partir d'autofécondations, séparés pour les autres essais. Néanmoins la répétabilité des rapports entre les niveaux à travers les essais (réalisés sur matériels et en conditions divers), et la faible variation dans l'espace, permettent de tirer des conclusions avec une certaine confiance.

Ainsi la tétraploïdie allonge le phyllochrone de 8 à 15 %, tout comme le nombre de jours d'élongation d'une feuille et le nombre de jours entre les sorties d'une feuille et d'une talle à son aisselle, et augmente la longueur d'une feuille de 14 à 22 %. EVANS (1967) et EASTON (1973) notèrent des résultats similaires.

On peut soupçonner une légère diminution du nombre de talles présentes à la sortie de la 6ème feuille, liée peut-être à une fréquence amoindrie de talles à l'aisselle du coléoptile. La différence du nombre de talles entre niveaux de ploïdie n'est pas tout à fait significative au seuil de 5 % pour les populations synthétiques, elle l'est pour le diallèle à partir d'autofécondations, mais pas pour les éléments diagonaux de ce même diallèle. Les autres différences sont moindres et celle chez les croisements doubles est en sens inverse. Un résultat significatif sur six comparaisons ne justifie pas une conclusion. Il semble que les sites potentiels de tallage soient exploités chez les tétraploïdes aussi bien, ou presque, que chez les diploïdes.

Par contre, la fréquence de plantes portant une talle à l'aisselle du coléoptile, presque toujours faible, varie beaucoup avec l'essai et est plus petite chez les tétraploïdes sauf quand il s'agit des populations synthétiques (dont l'expérience de sélection). Avec une telle variation entre essais

MOYENNES DE CARACTERES OBSERVES POUR DIVERSES EXPERIENCES

Caractère \ Expérience	Etude suivie	Sélection	Diallèle[1]	Diagonale[2]	Croisements doubles	Niveaux de consanguinit
Phyllochrone (jours)						
2n	6,92	7,85	4,95	5,09	7,85	5,23
4n	7,87	8,96	5,34	5,57	8,82	5,68
4n/2n	1,14	1,14	1,08	1,09	1,12	1,09
Talles au stade 6 feuilles						
2n	9,21	4,98	4,45	4,09	4,34	4,19
4n	8,63	4,83	4,16	3,97	4,42	4,13
4n/2n	0,94	0,97	0,93	0,97	1,02	0,99
Jours d'élongation d'une feuille						
2n	10,83	15,24	-	-	15,21	7,06
4n	11,51	17,17	-	-	16,50	7,12
4n/2n	1,06	1,13	-	-	1,08	1,01
Jours entre les sorties d'une feuille et talle						
2n	21,5	22,61	15,01	15,18	23,41	15,91
4n	21,6	26,33	16,25	17,16	25,80	17,15
4n/2n	1,0	1,16	1,08	1,13	1,10	1,08
Jours entre semis et feuille 5						
2n	24,15	25,98	26,09	27,31	27,05	29,61
4n	25,01	27,66	27,11	28,00	28,70	31,09
4n/2n	1,04	1,06	1,04	1,03	1,06	1,05
Longueur d'une feuille mm						
2n	132,38	88,05	91,97	85,50	83,90	81,61
4n	152,77	103,56	106,44	97,63	96,56	99,30
4n/2n	1,15	1,18	1,16	1,14	1,15	1,22
Fréquence de talles à l'aisselle du coléoptile						
2n	0,333(60)[3]	0,197(132)	0,117(889)	0,065(155)	0,095(504)	0,146(1012)
4n	0,413(150)	0,178(129)	0,040(886)	0,028(180)	0,037(217)	0,074(1055)
Poids de 500 graines g						
2n	0,992[4]					
4n	1,588					
Poids vert g						
2n	2,03 (70 jours)					2,29 (47
4n	2,62					2,72 jour
% M.S.						
2n	18,57					16,18
4n	16,66					15,83

1. Diallèle à partir d'autofécondations.
2. Eléments diagonaux de ce même diallèle.
3. Nombre de plantes observées.
4. Moyennes de 3 familles de plein frères à partir de Syn. III.

il n'est pas surprenant que nos résultats diffèrent d'autres données publiées. PATEL et COOPER (1961) observèrent de telles talles chez F. pratensis en serre avec une fréquence de 0,25 pour un semis de mai et zéro pour un semis de janvier. GILLET (1970) n'en observa que très peu sur plantes semées au champ en automne.

La sortie de la cinquième feuille est légèrement plus tardive chez les tétraploïdes. Le rapport entre les niveaux est inférieur à celui observé pour le phyllochrone. L'effet du phyllochrone allongé est plus ressenti chez les feuilles tardives. Le calcul de la date de sortie de la feuille 2, en supposant le phyllochrone constant, donne des estimations plus précoces pour les tétraploïdes que pour les diploïdes. En effet, bien que nous n'ayions pas essayé de la quantifier, la levée des tétraploïdes a semblé avantageuse, liée vraisemblablement à l'accroissement de 50 % du poids des graines. Cet accroissement du poids des graines est d'ailleurs moindre que celui noté par d'autres auteurs sur Lolium (BARCLAY et ARMSTRONG, 1966 ; EVANS, 1967 ; van BOGAERT, 1975).

Le rapport entre niveaux de ploïdie est plus grand pour la longueur d'une feuille que pour la période de son élongation. Ceci nous suggère qu'un autre facteur intervient dans l'augmentation de la longueur ; la vitesse d'élongation, elle aussi, est augmentée chez les tétraploïdes.

Pour les deux expériences où ils furent mesurés, le poids vert des tétraploïdes est augmenté, la teneur en matière sèche diminuée.

Une bonne vigueur de départ, des feuilles plus longues mais un développement plus lent, une teneur en matière sèche diminuée, ce sont des caractéristiques couramment remarquées chez les tétraploïdes induits. Nos résultats ont un intérêt particulier puisqu'ils manifestent les mêmes effets de ploïdie chez un matériel isogénique.

V.3. LE DEVELOPPEMENT DES FEUILLES.

L'étude suivie de la croissance des populations synthétiques permet une description précise du développement des feuilles. Ce n'est que pour la génération Syn I que les observations journalières ont continué jusqu'à la 7ème feuille. Aussi nous avons éliminé de cette discussion les plantes dont cette feuille 7 n'était pas apparue avant la première gelée et nous avons

TABLEAU V. 2a

REGRESSION DE LA LONGUEUR DES FEUILLES SUR LE TEMPS

DIPLOIDE

				S_b	r
feuille	3	L = 71,1	+ 7,44 t	0,198	0,9993
	4	L = 17,5	+ 9,98 t	0,351	0,9951
	5	L = 20,4	+ 10,02 t	0,191	0,9986
	6	L = 25,7	+ 11,14 t	0,186	0,9989
	7	L = 37,5	+ 10,42 t	0,335	0,9974

TETRAPLOIDE

				S_b	r
feuille	3	L = 84,4	+ 9,38 t	0,643	0,9953
	4	L = 20,0	+ 11,93 t	0,289	0,9977
	5	L = 24,8	+ 12,68 t	0,173	0,9993
	6	L = 27,3	+ 14,79 t	0,217	0,9991
	7	L = 42,4	+ 14,58 t	0,301	0,9996

Pour la feuille 3, t (jours) = 1, 4 jours avant l'apparition de la ligule.

Pour les feuilles 4 à 7 t = 1, le jour où la feuille fut vue pour la première fois

L mesurée en mm ; S_b = l'écart type des coefficients de régression.

TABLEAU V. 2b

ANALYSE DES REGRESSIONS DU TABLEAU V. 2a.

Somme des carrés		D.L.	Résidu	D.L.	
Totale	74853,182	69			
Dus à 1 régression	73018,704		1834,478	68	A
1 régression/ ploïdie	74042,410		810,772	67	B
1 régression/ f ille	73514,306		1338,876	64	C
1 régression/ feuille/ploïdie	74597,995		255,188	59	D

Comparaison des ploïdies	$\frac{(A - B)}{B/67}$	$F_{67}^{1} = 84,6$
Comparaison des feuilles	$\frac{(A - C)/4}{C/64}$	$F_{64}^{4} = 5,9$
Comparaison des feuilles intra-ploïdie	$\frac{(B - D)/8}{D/59}$	$F_{59}^{8} = 16,1$
Interaction ploïdie x feuille	$\frac{(A - C - B + D)/4}{D/59}$	$F_{59}^{4} = 3,5$

pris au hasard parmi les tétraploïdes deux des cinq caissettes pour avoir le même effectif que chez les diploïdes. Nos chiffres portent donc sur 15 plantes à chaque niveau de ploïdie.

Le tableau V.2 montre les droites de régression de l'élongation des feuilles, calculées à partir des données journalières de l'apparition d'une feuille jusqu'à la veille de la sortie de la ligule. La variation entre les droites des feuilles est significative aux deux niveaux, comme l'est la différence entre les droites moyennes des ploïdies.

Ainsi, la vitesse d'élongation tend à augmenter pour les feuilles successives (malgré une baisse de la température) et est plus élevée chez les tétraploïdes, comme le suggère l'effet de la ploïdie toujours plus important sur la longueur des feuilles que sur le phyllochrone.

La croissance des feuilles est représentée dans les graphiques, figures V.1 et V.2.

Il est évident qu'une droite représente très bien l'élongation de chaque feuille, et que l'arrêt de sa croissance est assez brutal. Ceci apparaîtrait encore davantage si nous regardions la croissance d'une seule plante, ou un groupe de plantes croissant à un rythme identique. Le fait que la période d'élongation d'une même feuille s'arrête chez certaines plantes plus tôt que chez d'autres crée un effet d'atténuation de la croissance moyenne. Pour chaque feuille nous avons situé le point de départ de tous les individus à la date moyenne.

Par comparaison avec des dissections de plantes prélevées chaque semaine, EDWARDS (1967a) montra que l'extrapolation des droites de régression vers l'origine était justifiée. L'extrapolation nous permet de situer le moment où l'extrémité de la feuille a atteint le niveau des gaines qui l'entourent, et le moment où son élongation a débuté. Lorsqu'une feuille de ces jeunes plantules commence à croître, la feuille précédente n'est pas encore mûre et c'est donc la gaine de l'avant dernière feuille qui sert de repère.

Les graphiques montrent que pour certaines feuilles l'extrémité atteint ce niveau plus d'une journée avant le premier point observé. C'est-à-dire que même sortie des gaines, une feuille reste cachée par le limbe de la précédente, pas mûr et donc encore roulé. En fait pour toutes nos expériences encore à présenter c'est ce moment où la feuille devient visible que nous avons noté.

FIGURE V. 1

CROISSANCE DE FEUILLES DIPLOIDES

Moyenne de 15 plantes.

Jours après le 31 août 1973
(semis le 6 septembre)

1 Début de croissance.
2 Sortie de la gaine.
3 Apparition de la ligule.

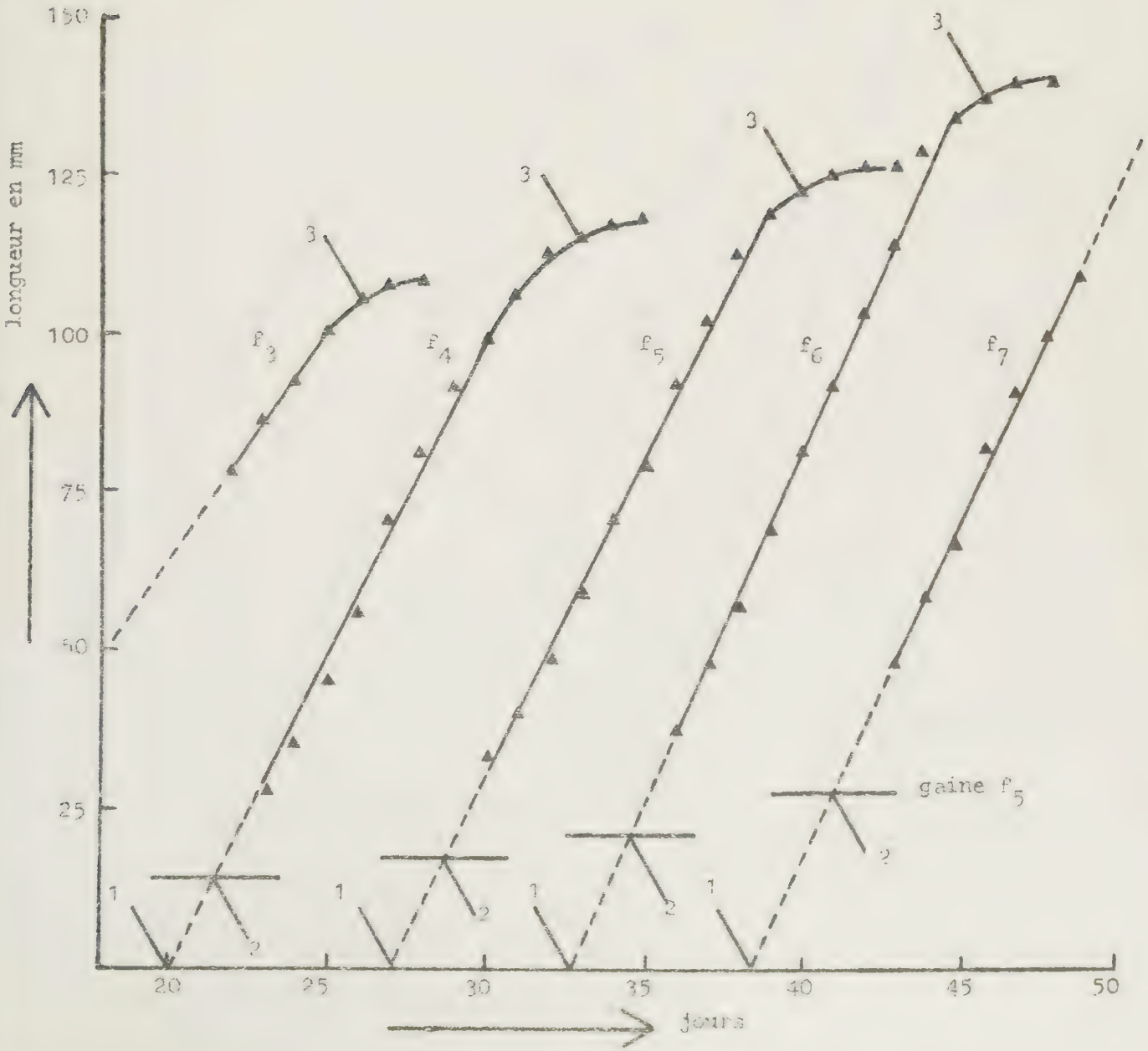


FIGURE V. 2

CROISSANCE DE FEUILLES TETRAPLOIDES

Moyenne de 15 plantes.

Jours après le 31 août 1973
(semis le 6 septembre)

1 Début de croissance.
2 Sortie de la gaine.
3 Apparition de la ligule.

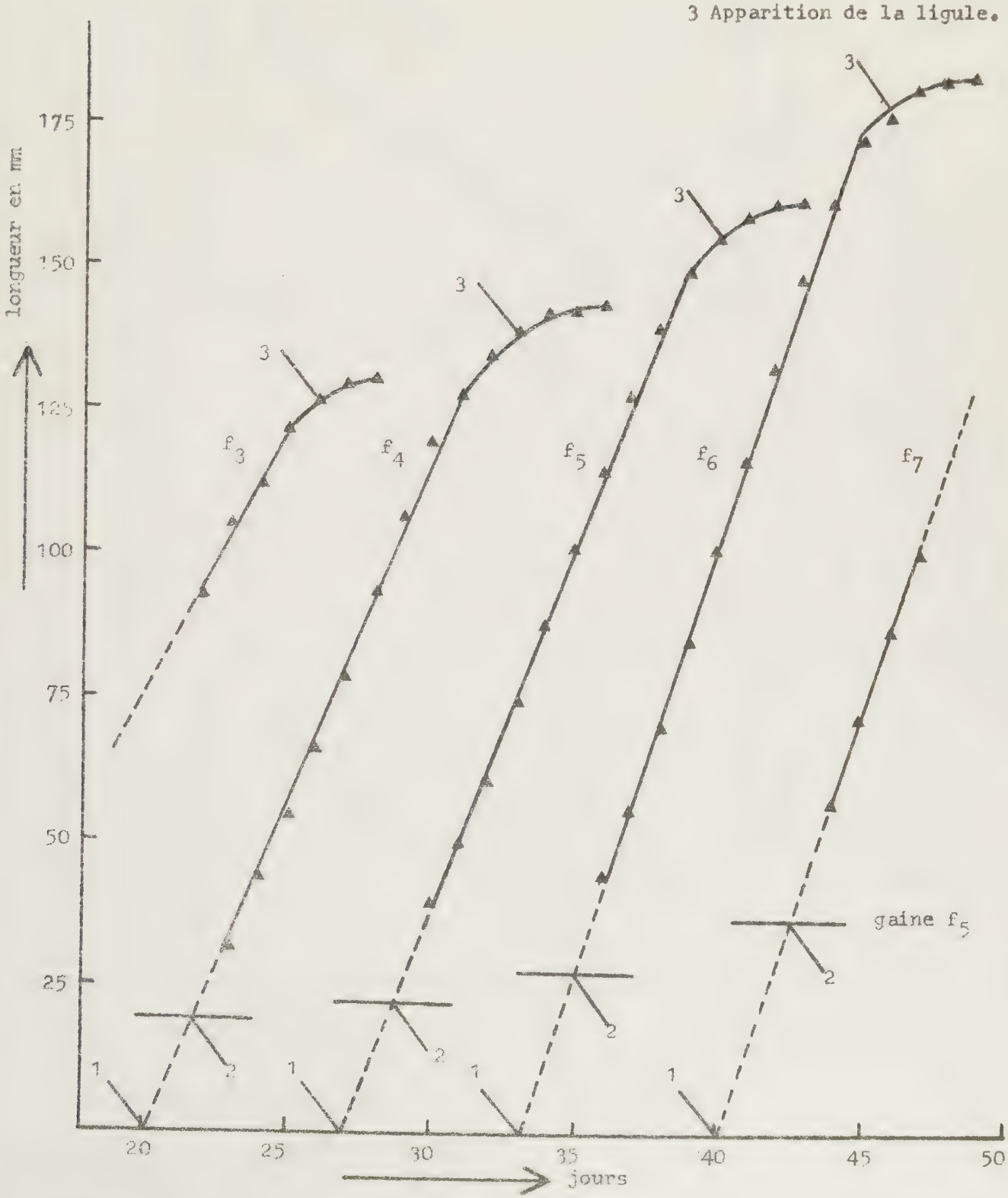


FIGURE V. 3 et V. 4

APPARITION DES ORGANES DANS LE TEMPS.

FIGURE V. 3 DIPLOIDES

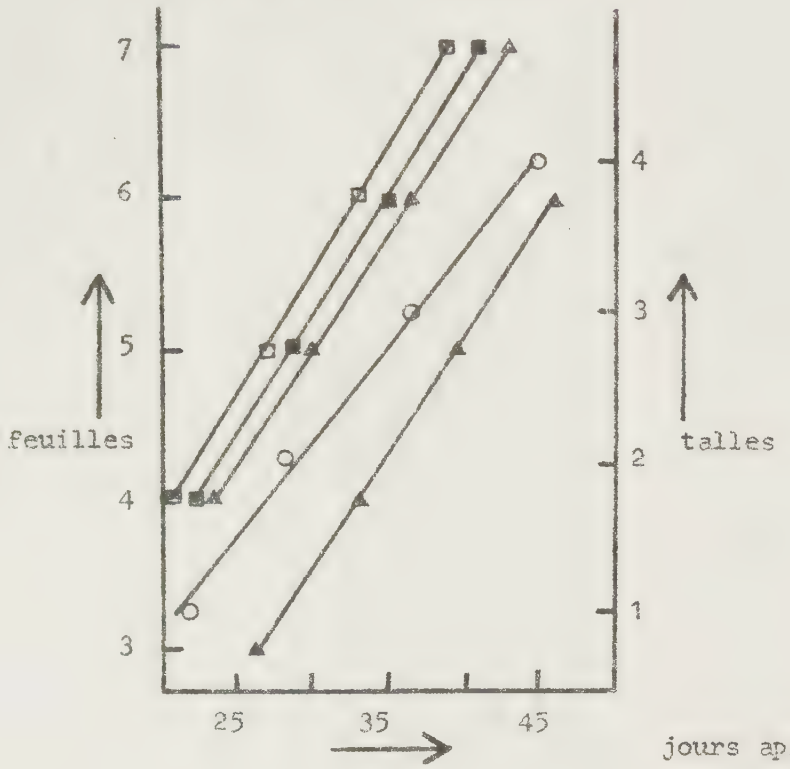
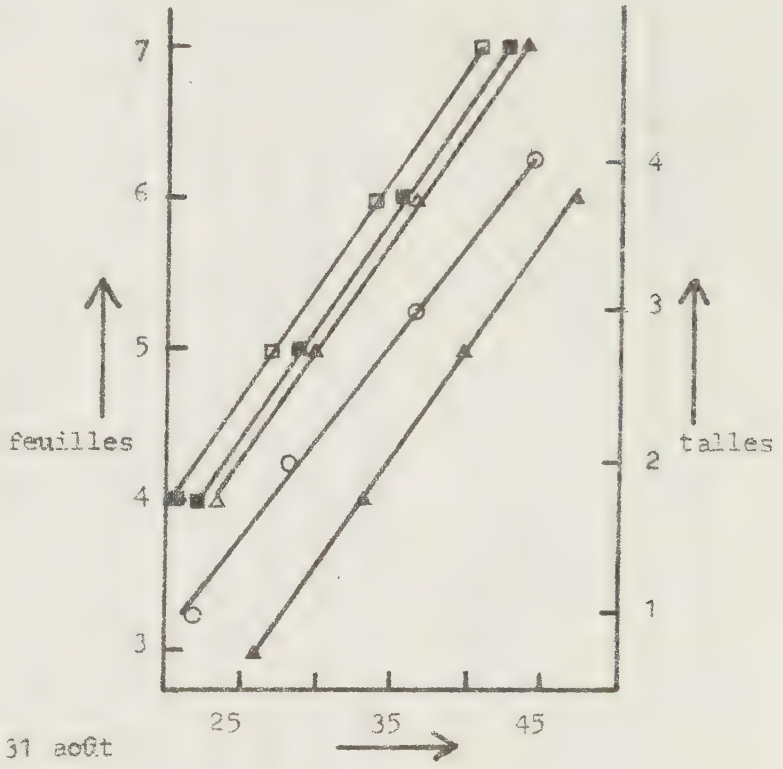


FIGURE V. 4 TETRAPLOIDES



jours après le 31 août

- □ Début de croissance
- ■ Date où la feuille sort des gaines précédentes
- △ Date où la feuille est vue
- ▲ Apparition de la ligule
- ○ Apparition des talles

L'estimation du moment de départ de la croissance permet de constater un délai de 3 à 4 jours entre ce départ et la première observation de l'extrémité de la feuille.

L'assimilation des données à une droite est d'autant plus remarquable qu'il s'agit de la somme des croissances du limbe et de la gaine de la feuille. Nos données ne permettent pas de situer le début de l'élongation de la gaine ou la fin de celle du limbe. Mais le premier de ces événements se passe bien avant le ralentissement de la croissance totale, l'apport de la dernière phase d'élongation étant bien inférieur à la longueur de la gaine.

Malgré l'assimilation satisfaisante à une droite, l'examen des courbes suggère, surtout chez les diploïdes, que la vitesse d'élongation pour les quelques premiers jours d'observation est inférieure à la moyenne. Si nous suivions EDWARDS (1967a) qui calcula la date du début d'élongation à partir des données des trois premiers jours, nous la situerions à un moment plus précoce, sans changer le rapport entre les niveaux de ploïdie.

Outre la vitesse d'élongation plus élevée déjà notée chez les tétraploïdes, constatons que la durée de la croissance linéaire, stable, est la même pour les deux niveaux, ou même moindre chez les tétraploïdes, ce qui est apparemment en contradiction avec nos autres données qui montrent un plus long délai au deuxième niveau de ploïdie entre l'apparition de l'extrémité d'une feuille et celle de sa ligule.

Les mêmes données sont présentées d'une autre façon dans le tableau V.3 et les figures V.3 et V.4 où les stades correspondants des feuilles successives sont situés dans le temps. Remarquons encore la très bonne assimilation à une droite. Chez les diploïdes les droites sont variables selon le stade, le rythme de début d'élongation des feuilles étant plus rapide que ceux des stades ultérieurs. Chez les tétraploïdes, plus lents à tous les égards, la variation entre droites est moins grande et non significative, mais l'évolution est dans le même sens.

Bien que cela déborde notre intérêt principal qui est la comparaison des niveaux de ploïdie, notons qu'une différence entre les vitesses plastochronique et phyllochronique plus importante qu'entre celle-ci et la vitesse d'apparition des ligules impose une augmentation de la proportion de la gaine dans la longueur totale des feuilles successives, ce qui est le cas (tableau V.4). GILLET (1970) a discuté le fait que les feuilles, et leurs

TABLEAU V. 3

DEVELOPPEMENT DE FEUILLES SUCCESSIVES.

	Droites de régression (jours/feuilles, talle)	Intervalle de confiance à 95%	r
DIPLOIDES			
Début de croissance	5,99	± 0,522	0,99959
Sortie de la gaine	6,38	± 0,183	0,99996
Première vue	6,56	± 0,279	0,99990
Apparition de la ligule	6,58	± 0,328	0,99987
Apparition des talles	7,76	± 1,722	0,99735
TETRAPLOIDES			
Début de croissance	6,79	± 0,196	0,99995
Sortie de la gaine	6,87	± 0,477	0,99974
Première vue	6,94	± 0,723	0,99942
Apparition de la ligule	6,97	± 0,437	0,99979
Apparition des talles	7,76	± 1,605	0,99770

TABLEAU V. 4

LONGUEUR DES FEUILLES - GAINES ET LIMBES (mm)

	Gaine	Limbe	Totale	Gaine/totale
DIPLOIDES				
Feuille 3	17,6	90,9	108,5	0,162
4	21,6	96,1	117,7	0,184
5	27,9	99,3	127,1	0,219
6	32,0	109,0	141,0	0,227
TETRAPLOIDES				
Feuille 3	22,5	106,6	129,1	0,174
4	27,7	115,5	143,2	0,194
5	37,1	124,6	161,7	0,230
6	41,8	141,7	183,5	0,228

gaines, sont successivement plus longues, bien que la vitesse phyllochronique reste constante. Il a proposé deux explications : soit que la vitesse plastochronique augmente avec le temps, soit, et plus probablement, que la vitesse d'élongation elle-même augmente. Or, nous avons observé une augmentation de cette deuxième vitesse, mais même en son absence une vitesse plastochronique constante mais plus élevée que la vitesse phyllochronique ou d'apparition de la ligule, allonge progressivement les périodes d'élongation des feuilles, avant et après leur apparition, et permet ainsi une augmentation des longueurs de la gaine et du limbe.

Les points pour les débuts d'élongation et pour la sortie des ligules des feuilles sont représentés encore autrement sur la figure V.5. Les traits correspondent aux périodes d'élongation des feuilles respectives. On voit que celle de la feuille 5 commence à peu près au moment où prend fin celle de la feuille 3 et ainsi de suite.

Si EDWARDS (1967) a établi une relation entre le début de la croissance d'une feuille et son arrêt chez l'avant-dernière, nous avons trouvé le moment de l'arrêt de croissance trop difficile à préciser et nous avons préféré comme repère la sortie de la ligule, plus précise et de 2 à 4 jours plus précoce. En fait nous remarquons une assez bonne coincidence, compte tenu de l'évolution du climat et de la variation du rythme de croissance des plantes. Notons que relativement à la sortie d'une ligule, le début de croissance est plus précoce chez les diploïdes que chez les tétraploïdes. EDWARDS remarqua une telle différence entre une population de L. multiflorum et une population de L. perenne.

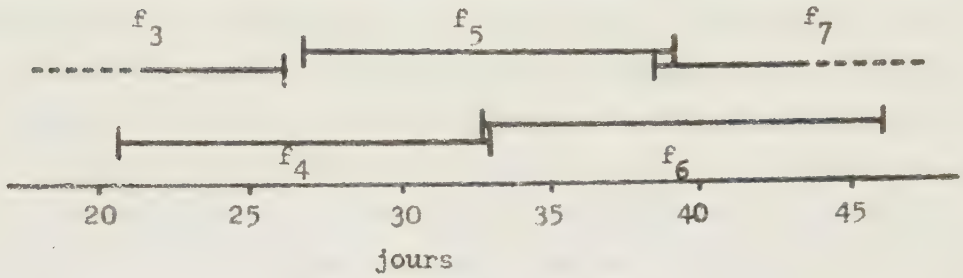
Le maintien de la liaison entre la croissance de feuilles successives du même côté de la talle après le doublement des chromosomes semble venir à l'appui de la thèse d'EDWARDS d'une relation de fond plutôt que de coincidence. Néanmoins, si comme lui nous avions considéré l'arrêt de croissance (plus tardif) et calculé le début de croissance comme il l'a fait (estimation plus précoce) nous n'aurions pas trouvé une si bonne correspondance.

De toute façon, ces résultats laissent prévoir que, comme il a été montré par d'autres études, la longueur des feuilles, dans la mesure où elle dépend de la durée d'élongation, aura une corrélation négative avec la vitesse phyllochronique. Cette liaison n'est pas parfaite et il semble que le phyllochrone plus grand des tétraploïdes soit dû, non seulement à une plus longue durée d'élongation, mais aussi à un délai entre la fin de croissance d'une feuille et le début d'élongation de la suivante sur le même côté de la talle.

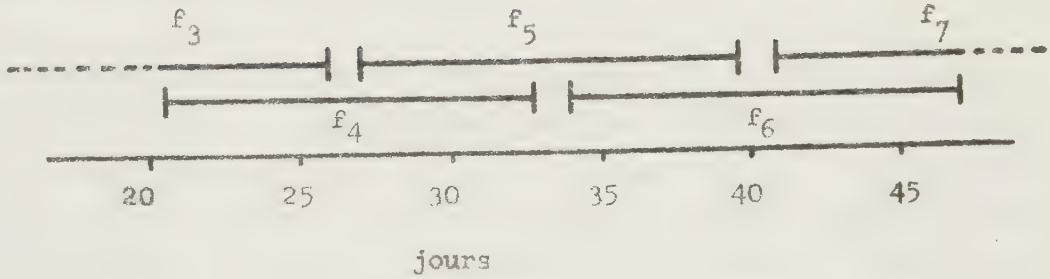
FIGURE V. 5

PERIODE ECOULEE ENTRE DEBUT DE CROISSANCE
DES FEUILLES ET APPARITION DES LIGULES

Diploïdes



Tétraploïdes



Les figures V.3, V.4 et le tableau V.3 comprennent aussi les droites qui correspondent à la sortie des talles primaires. Leur évolution est un peu moins rapide que celle des feuilles, et plus lente chez les tétraploïdes. La sortie de la première talle correspond approximativement à celle de la feuille 4, et ainsi de suite, pour les deux niveaux de ploïdie.

V.4. ANALYSE DE CROISSANCE.

Des données relevées à la dernière récolte (seizième, 61 jours après l'installation) de l'analyse de croissance sont portées sur le tableau V.5. L'aspect à noter le premier est la forte différence entre les deux répétitions, trouvée d'ailleurs à tous les stades de l'expérience. Or, la différence entre les dates de semis ne fut que de 5 jours, au début de septembre quand la température était encore stable. Une différence systématique entre les modalités de l'installation a dû entraîner cet écart, jamais rattrapé par la suite - état des graines germées, préparation du terreau, profondeur du semis, conditions d'arrosage... Cependant au niveau diploïde la différence ne se voit pas dans le nombre de feuilles, à peine dans le nombre de talles. C'est la taille des organes qui est touchée. Il nous a été suggéré par GILLET qu'une différence de l'ensoleillement est en cause. Mais les différences apparaissent dès le début.

De ces chiffres il ressort que les organes tétraploïdes sont plus gros (taille des feuilles, notée ailleurs, matière sèche par unité de surface foliaire, matière sèche par talle) mais moins nombreux (nombre de feuilles sur la talleprincipale, nombre de talles). La masse de tissu (matière sèche totale, surface foliaire totale) est comparable. Ces données en effet sont conformes à ce que nous avons déjà vu. L'augmentation du poids de matière sèche par unité de surface foliaire chez les tétraploïdes est à associer avec l'augmentation de l'épaisseur des cellules, et peut-être aussi avec le changement des rapports entre les différents tissus notés par EVANS (1967) chez L. multiflorum var. westerwoldicum.

Le tableau V.6 montre les coefficients de régression linéaires et quadratiques du logarithme du poids sec en fonction du temps, et en fonction du produit du temps et de la température (degrés x jours). Une analyse de ces régressions est portée sur le tableau V.7, et les courbes sont tracées en fonction du temps sur la figure V.6.

TABLEAU V. 5

DONNEES RELEVEES LORS DES DERNIERES RECOLTES DE L'EXPERIENCE DE L'ANALYSE DE CROISSANCE. MOYENNES ET ECARTS TYPES (PAR PLANTE)

	SERIE I		SERIE II	
	2n	4n	2n	4n
Poids sec mg*	516,1 (13,7)	526,3 (20,4)	287,8 (12,2)	241,1 (16,6)
Nombre de talles*	10,95 (1,11)	8,34 (1,46)	10,59 (1,05)	6,16 (1,39)
Nombre de feuilles	7,40 (0,55)	7,15 (0,80)	7,60 (0,55)	6,69 (0,48)
Longueur des** feuilles mm	252,4 (49,6)	261,5 (39,7)	172,8 (25,5)	206,5 (38,0)
Largeur des** feuilles mm	11,2 (1,5)	11,6 (1,8)	9,6 (0,9)	10,5 (1,4)
Surface foliaire§	8120,6	8110,9	4849,2	3646,2
Poids sec mg/ talle	50,2 (17,7)	66,9 (20,4)	27,7 (5,3)	40,5 (10,1)
Poids sec /§ surf. foliaire	2,61	2,99	2,58	3,18

* exponentielles des moyennes et des écarts types des logarithmes.

** somme des feuilles 4 et 5 sur la talle principale.

§ calculés à partir des seules feuilles adultes et non senescentes.

"Surface" = longueur x largeur.

"Poids sec" = poids sec des limbes des feuilles (mg x 10^{-5}). Rapport calculé sur les totaux des récoltes.

TABLEAU V.6

COEFFICIENTS DE REGRESSION, SUR LE TEMPS, DU LOGARITHME DU POIDS SEC.

PAR JOUR

t = 3 le jour de la première récolte (16 jours après semis)

	LINEAIRE			QUADRATIQUE				
	a	b	S_b	a	b_1	b_2	S_{b1}	S_{b2}
S_I 2n	0,752	0,0755	0,0071	-0,075	0,167	-0,00179	0,018	0,00034
S_I 4n	0,969	0,0698	0,0042	0,687	0,102	-0,00064	0,016	0,00031
S_{II} 2n	0,220	0,0688	0,0066	-0,470	0,152	-0,00162	0,017	0,00033
S_{II} 4n	0,300	0,0681	0,0048	-0,260	0,131	-0,00124	0,011	0,00022

RGR = b g/g/jour

RGR = $b_1 + 2b_2t$ g/g/jour

S_b = écart type de b

PAR DEGRE-JOUR

Unité de t' = "jour moyen" = 10,6 degrés x jours

	LINEAIRE		QUADRATIQUE		
	b	S_b	b_1	b_2	S_{b2}
S_I 2n	0,0749	0,0058	0,144	-0,00128	0,00032
S_I 4n	0,0681	0,0040	0,081	-0,00025	0,00032
S_{II} 2n	0,0719	0,0027	0,133	-0,00136	0,00031
S_{II} 4n	0,0709	0,0037	0,109	-0,00086	0,00021

TABLEAU V. 7a

ANALYSE DES VARIANCES ASSOCIEES A LA REGRESSION, SUR LE TEMPS, DU LOGARITHME DU POIDS SEC : REGRESSION SUR JOURS

Signification des coefficients pour chaque cas

Somme des carrés Y	D.L.	S_I 2n	S_I 4n	S_{II} 2n	S_{II} 4n
Totale	15	19,63	15,68	16,38	15,19
Linéaire	1	17,45	14,93	14,50	14,20
Quadratique	1	1,49	0,19	1,22	0,70
Résidu	13	0,69	0,56	0,66	0,29
F^1_{13} quad.		28,07	4,41	24,03	31,38

Analyse des résidus (comparaison des coefficients des différents cas)

	LINEAIRE				QUADRATIQUE			
	D.L.	S.C.	C.M.	F	D.L.	S.C.	C.M.	F
Totale	56	5,792	0,1034		52	2,195	0,0422	
Ensemble	59	5,896			58	2,665		
Différence	3	0,104	0,0348	< 1	6	0,4701	0,0788	1,856

TABLEAU V. 7b

ANALYSE DES VARIANCES ASSOCIEES A LA REGRESSION, SUR LE TEMPS, DU LOGARITHME DU POIDS SEC : REGRESSION SUR DEGRES x JOURS

Signification des coefficients pour chaque cas

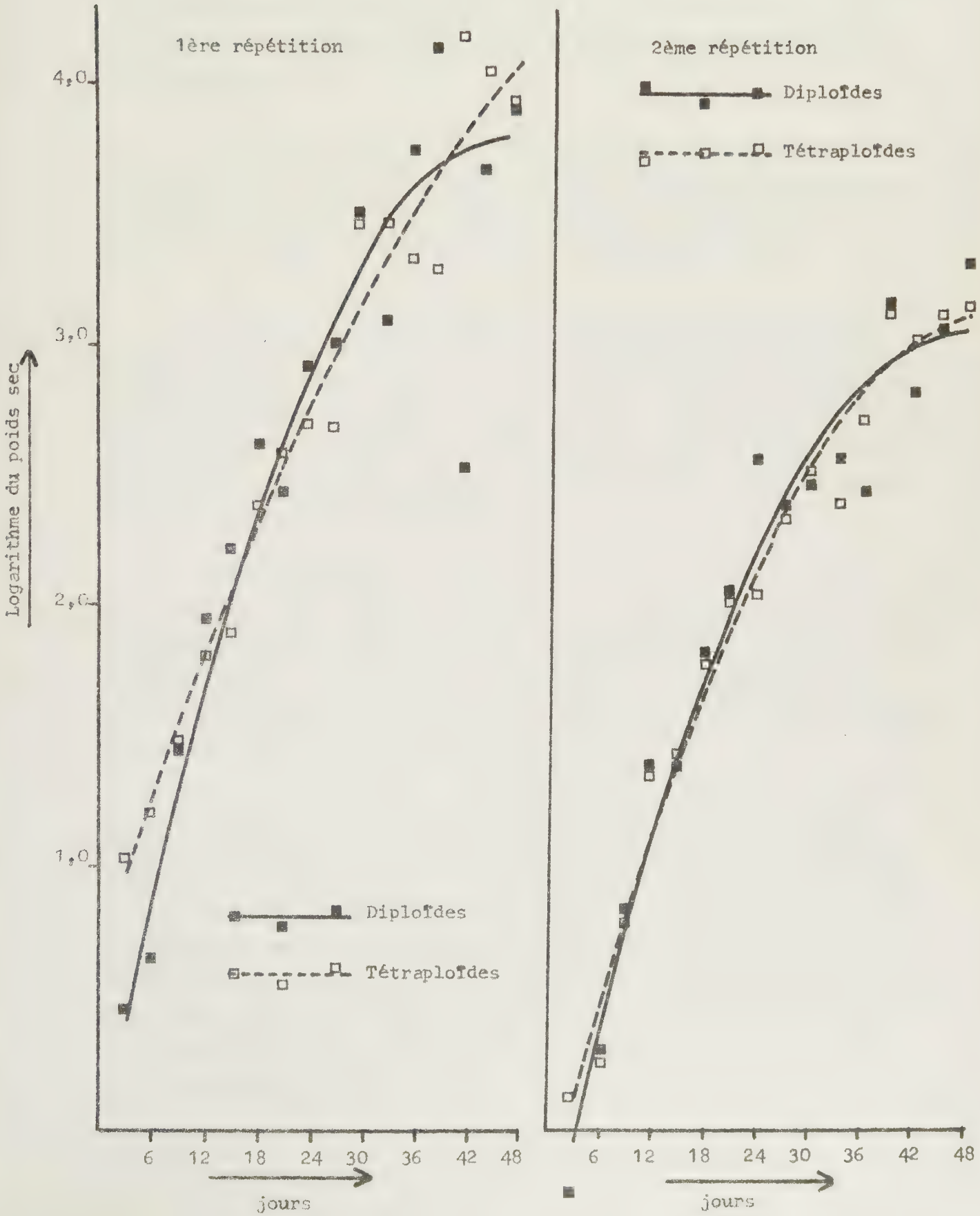
Somme des carrés Y	D.L.	S_I 2n	S_I 4n	S_{II} 2n	S_{II} 4n
Totale	15	19,63	15,68	16,38	15,19
Linéaire	1	18,12	14,97	15,07	14,63
Quadratique	1	0,83	0,03	0,78	0,32
Résidu	13	0,68	0,68	0,53	0,23
F^1_{13} quad.		15,87	< 1	19,30	17,11

Analyse des résidus (comparaison des coefficients des différents cas)

	LINEAIRE				QUADRATIQUE			
	D.L.	S.C.	C.M.	F	D.L.	S.C.	C.M.	F
Totale	56	4,073	0,0723		52	2,1173	0,0407	
Ensemble	59	4,150			58	2,7688		
Différence	3	0,0765	0,0255	< 1	6	0,6515	0,1086	2,667

FIGURE V. 6

REGRESSION, SUR LE TEMPS,
DU LOGARITHME DU POIDS SEC.



Il est à noter d'abord que les coefficients linéaires (pris seuls) ne sont pas différents entre eux. L'expression quadratique révèle cependant des différences significatives entre niveaux de ploïdie mais pas entre les deux séries. Ainsi, l'augmentation linéaire du logarithme est plus rapide chez les diploïdes mais l'effet non linéaire négatif (largement significatif aux deux niveaux de ploïdie) est lui aussi plus important. Notons aussi le meilleur départ des tétraploïdes (et de la première série) exprimé par le terme constant.

Le fait que la différence entre les coefficients de régression des répétitions ne soit pas significative confirme que les différences moyennes importantes observées à chaque récolte relèvent d'un mauvais départ de la deuxième série plutôt que d'une croissance ultérieure plus lente.

A partir de ces courbes nous pouvons calculer les vitesses relatives de croissance (RGR). Le terme linéaire plus important chez les diploïdes l'emporte pour la majeure partie de la période concernée, ce qui donne une RGR plus importante en moyenne pour les diploïdes. Mais ce paramètre diminue avec le temps, et les limites de la méthode de recherche d'une expression polynomiale sont manifestes lorsqu'on calcule une valeur négative pour les diploïdes à la dernière récolte (45 jours).

L'effet principal de l'expression de la croissance en degrés x jours est de réduire, sans l'enlever complètement, l'importance du terme quadratique. La signification des différences entre les droites n'est pas changée, malgré l'amélioration de leur précision. Le pourcentage de la variation totale enlevé par la régression linéaire étant augmenté, il semble que la température a bien joué un rôle dans l'évolution de la RGR.

Nous avons adopté arbitrairement le zéro Celsius comme zéro de végétation ou température de base, seuil en dessous duquel la croissance stagne. Or, si cette température était plus élevée, 3°C par exemple, l'ajustement des courbes nécessaire serait beaucoup plus grand à basse température et diminuerait encore plus l'importance attribuée à l'effet quadratique. L'admission d'une température de base spécifique à chaque niveau de ploïdie, plus élevée pour les diploïdes, tendrait à effacer leur plus grand écart par rapport à une droite. Mais GILLET (1970) affirme que la valeur 0°C est expérimentalement justifiée.

D'autres facteurs interviennent. La concurrence entre plantes commence à jouer et à la fin de l'expérience il y avait entre deux et quatre feuilles mortes sur la talle principale de chaque plante. La structure des plantes évolue aussi. La part des gaines dans le poids sec augmente avec le temps (tableau V.8). Or, les gaines présentent par unité de poids une surface photosynthétique moins importante, et aussi moins efficace. Déjà donc, chez ces petites plantules, il y a le début d'une différenciation avec l'apparition d'une partie qui contribue peu à la photosynthèse.

Si cet effet se manifeste davantage chez les diploïdes ce doit être, au moins en partie, à cause de leur plus grand âge physiologique. Chaque stade étant atteint plus tôt que chez les tétraploïdes, une diminution plus précoce de leur vitesse relative de croissance est à attendre.

En fait, la recherche d'une courbe qui représente nos observations suppose un processus continu - une croissance logarithmique freinée petit à petit par l'augmentation de la partie non photosynthétique et une dégradation progressive du climat. En ce qui concerne la physiologie de la plante, une évolution continue est vraisemblable pendant ce stade très jeune que nous considérons, et peut-être jusqu'à l'initiation de structures florales. Mais on peut considérer qu'une étape dans la vie d'une plante est franchie quand ses plus vieilles feuilles commencent à mourir.

En ce qui concerne le milieu, on peut imaginer deux phases, ou plus, entrecoupées par le franchissement d'un seuil de température, ou l'engagement d'une concurrence pour la lumière par exemple. Notre étude continue de la croissance de feuilles a montré peu d'effet de la température jusqu'à la formation de la feuille 7, mais à partir de ce moment l'augmentation de la vitesse d'élongation des feuilles successives a été renversée.

Ainsi le calcul des coefficients de régression pour la croissance jusqu'au stade 6 feuilles (tableau V.9) nous donne une meilleure assimilation à une droite et une distinction plus nette entre les niveaux de ploïdie. Les vitesses relatives de croissance sont inférieures mais du même ordre que celles observées sur Lolium par EVANS (1967) et par BARCLAY et ARMSTRONG (1966).

Les courbes que nous traçons n'ont donc qu'une valeur descriptive. Leur renseignement principal est que le poids sec des plantes augmente de façon logarithmique et que, au début au moins, cette croissance logarithmique

TABLEAU V. 8

PART DES GAINES DANS LE POIDS SEC (%)

Récolte	S_I 2n	S_I 4n	S_{II} 2n	S_{II} 4n
1	29,6	31,3	23,6	24,7
6	32,8	32,7	34,1	32,7
11	36,5	39,0	39,2	36,2
16	41,4	40,4	43,9	40,0

TABLEAU V. 9

COEFFICIENTS DE REGRESSION, SUR LE TEMPS, DU LOGARITHME DU POIDS SEC POUR LES RECOLTES D'AVANT LE STADE DE 6 FEUILLES.

		LINEAIRE		QUADRATIQUE			
	Nombre de récoltes	b	S_b	b_1	b_2	S_{b1}	SC linéaire / SC totale
S_I 2n	8	0,1194	0,0088	0,2332	-0,00422	0,0440	0,929
S_I 4n	10	0,0832	0,0042	0,0784	0,00015	0,0264	0,965
S_{II} 2n	10	0,1016	0,0077	0,2125	0,00336	0,0223	0,923
S_{II} 4n	13	0,0785	0,0051	0,1361	0,00137	0,0180	0,945

TABLEAU V. 10

COEFFICIENTS DE REGRESSION, SUR LE TEMPS,
DU LOGARITHME DU NOMBRE DE TALLES

	LINEAIRE		QUADRATIQUE		
	b	S_b	b_1	b_2	S_{b1}
S_I 2n	0,405	0,045	0,905	- 0,0098	0,138
S_I 4n	0,326	0,021	0,493	- 0,0033	0,080
S_{II} 2n	0,403	0,035	0,659	- 0,0050	0,136
S_{II} 4n	0,369	0,035	0,746	- 0,0074	0,109

TABLEAU V. 11

COEFFICIENTS DE REGRESSION, SUR LE TEMPS,
DU NOMBRE DE FEUILLES SUR LA TALLE PRINCIPALE

	LINEAIRE		QUADRATIQUE			
	b	S_b	a	b_1	b_2	S_{b1}
S_I 2n	0,0855	0,0085	2,877	0,1819	- 0,00189	0,0254
S_I 4n	0,0856	0,0041	3,161	0,1221	- 0,00072	0,0149
S_{II} 2n	0,1058	0,0055	2,506	0,1397	- 0,00066	0,0221
S_{II} 4n	0,0891	0,0051	2,245	0,1489	- 0,00117	0,0149

est plus rapide chez les diploïdes.

L'augmentation du nombre de talles aussi suit un rythme exponentiel. Les coefficients de régression (tableau V.10) ne diffèrent pas de façon significative, sauf entre les niveaux de ploïdie pour la première répétition seule. Le même ralentissement se manifeste, phénomène atténué si les degrés x jours servent comme indice. La distinction entre les niveaux de ploïdie s'affirme, comme pour le poids sec, si on considère la seule période d'avant le stade des 6 feuilles.

L'évolution du nombre de feuilles sur la talle principale est confuse. Les coefficients linéaires (tableau V.11) ne diffèrent pas de façon significative. Les deux niveaux de ploïdie ont une pente identique dans la première répétition mais les feuilles apparaissent plus vite chez les diploïdes dans la deuxième. Mais l'expression quadratique (dont la différence entre termes est significative au seuil de 5 %) efface cette différence dans la deuxième série et la fait ressortir dans la première. Comme pour les logarithmes du poids sec et du nombre de talles, l'expression en fonction de degrés x jours améliore l'assimilation à une droite sans la rendre parfaite.

L'analyse des seules récoltes d'avant le stade 6 feuilles présente une situation plus simple. Il y a une différence entre les coefficients linéaires des deux niveaux de ploïdie, répétée pour les deux séries qui, elles,ne diffèrent pas. La représentation graphique (figure V.7) permet de voir l'augmentation quasi-linéaire du nombre de feuilles pendant une première phase de croissance. Par contre l'expression quadratique révèle un effet négatif de deuxième degré chez les tétraploïdes, beaucoup plus important pour la deuxième série que pour la première. La même différence existe pour le poids sec et le nombre de talles et doit être due à l'écart de deux semaines entre les séries pour l'arrivée au stade 6 feuilles. L'influence des basses températures avait commencé à jouer.

L'évolution du poids de matière sèche par talle est portée sur la figure V.8. Plus important chez les tétraploïdes, il augmente régulièrement au début et puis de façon plus aléatoire, surtout chez les diploïdes.

Nous avons déjà vu que le nombre de talles à la sortie de la feuille 6 était le même aux deux niveaux de ploïdie pour les diverses expériences réalisées. La transformation des expressions de l'évolution du

REGRESSION, SUR LE TEMPS,
DU NOMBRE DE FEUILLES SUR LA TALLE PRINCIPALE.

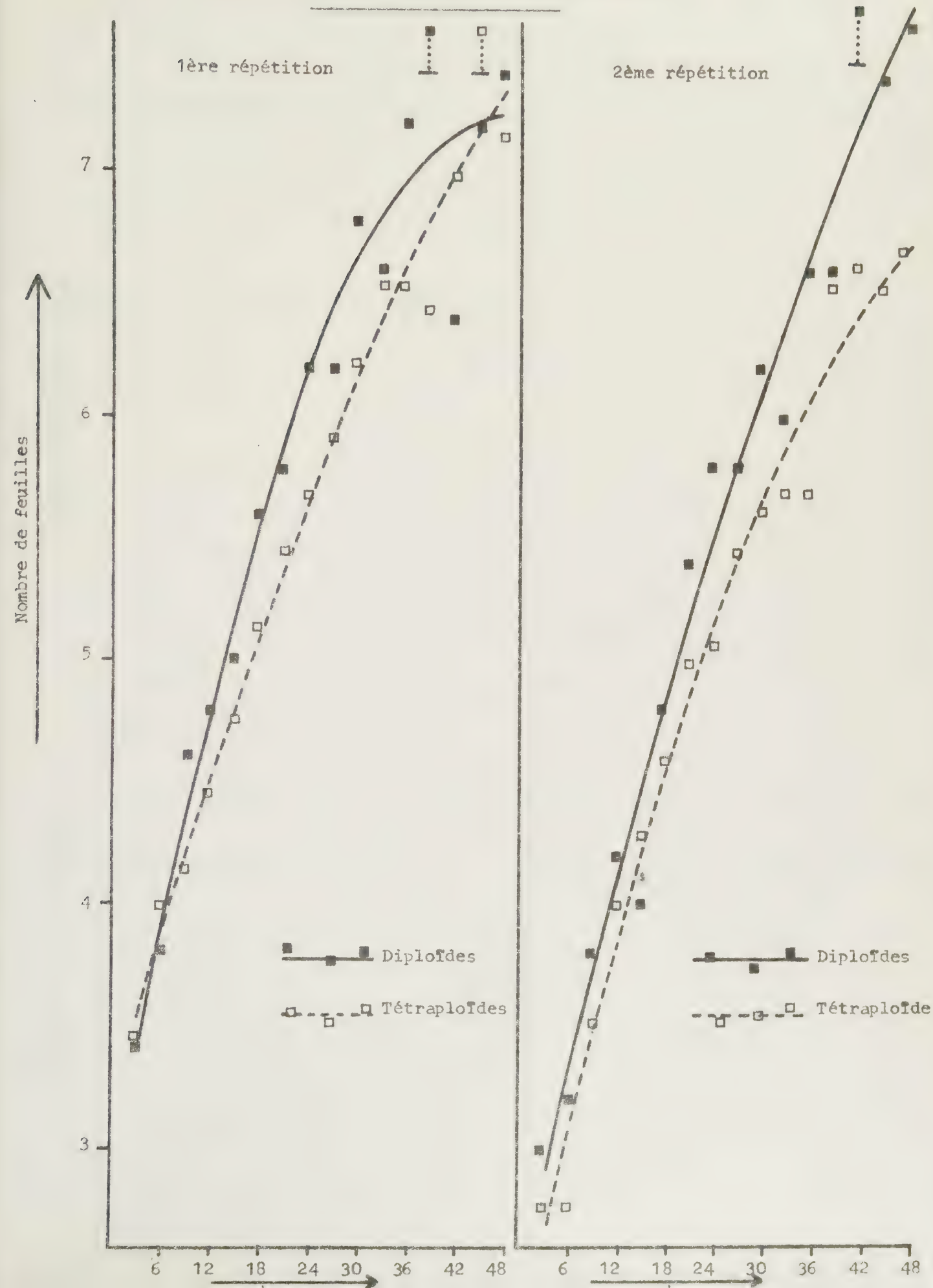
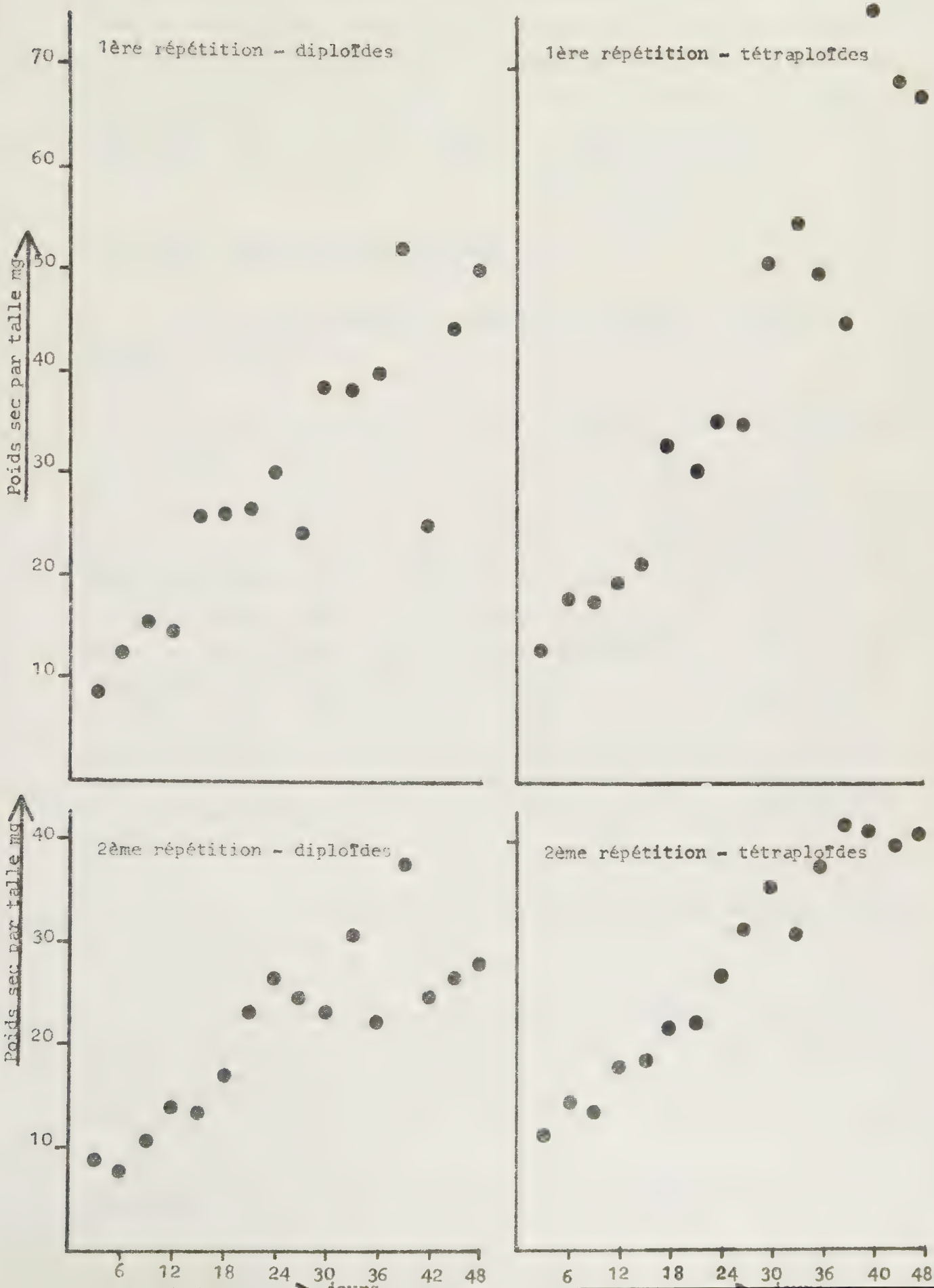


FIGURE V. 8

MATIERE SECHE PAR TALLE



poids sec et du nombre de talles jusqu'au stade 6 feuilles pour étaler l'arrivée des diploïdes à ce stade sur la même échelle de temps que les tétraploïdes ramène les coefficients au même ordre de grandeur. Les relations entre le nombre de feuilles sur la talle principale, le nombre de talles et le poids sont peu influencées par le passage au niveau tétraploïde. La formation de feuilles crée des sites de tallage dont l'exploitation ne dépend pas de la ploïdie. La différence entre les dynamiques de croissance des deux niveaux est essentiellement une fonction de l'échelle de temps.

V.5. ESSAI EN MICRO PARCELLES AU CHAMP.

Les données notées par P. MANSAT sur le diallèle au champ sont résumées au tableau V.12.

En première année après le semis le rapport tétraploïdes/diploïdes était similaire pour les trois coupes pesées (0,90, 0,85, 0,85), après une première coupe non pesée. Il est à noter la nette baisse de ce rapport en A_2, indiquant une persistance moins bonne des tétraploïdes. AHLOOWALIA (1971b) aussi a observé une baisse du rendement relatif des tétraploïdes en deuxième année. Des améliorations du rendement après tétraploïdisation (WIT, 1954 ; BARCLAY et VARTHA, 1966) ont été annoncées mais il s'agit souvent de matériel ayant subi une sélection après le doublement. SIMONSEN (1973, 1975) observa une amélioration chez L. perenne mais une baisse de 7 % chez F. pratensis. Van BOGAERT (1975) conclut que pour l'ensemble des travaux dans le monde la tétraploïdisation n'a pas apporté d'amélioration décisive en rendement, et même que son effet est moins favorable chez les types anglais de Lolium que chez les types italiens ou westerwold. Or, la fétuque des prés est plutôt comparable aux types anglais.

Comme c'est toujours le cas, la teneur en matière sèche des tétraploïdes était abaissée.

La baisse de 50 % en nombre d'épis chez les tétraploïdes est probablement associée à un nombre plus faible de talles ayant passé l'hiver, mais peut-être en partie aussi à une transformation moins régulière à l'état reproductif des talles existantes. Nous n'avons pas de précisions à ce sujet.

De toutes ces données c'est la hauteur plus faible des parcelles tétraploïdes avant la première coupe qui est la plus surprenante. Nous devons

TABLEAU V. 12

DONNEES DE P. MANSAT RELEVEES SUR L'ESSAI DIALLELE EN MICROPARCELLES AU CHAMP.

	Rendement A_1 [1]	Rendement A_2 [2]	Teneur en M.S. % [3]	Nbre d'épis	Hauteur des parcelles cm	Teneur en azote %	Digestibilité in vitro %
DIPLOIDE	100	100	24,2	100	78	1,87	73,4
TETRAPLOIDE	87**	75**	22,1**	48**	73*	1,80*	75,3*

1. somme des coupes 2 - 4
2. une seule coupe les 18 et 19 mai.
3. 1ère coupe pesée de l'année A_1

* différence significative au seuil de 5%
** différence significative qu seuil de 1%

TABLEAU V. 13

DATE D'EPIAISON (JOURS APRES LE 30 AVRIL) DES POPULATIONS SYNTHETIQUES III
Moyennes de 60 plantes.

	Moyenne	Ecart type
DIPLOIDE	11,5	1,1
TETRAPLOIDE	16,9	0,8

soupçonner un effet de la précocité. Les tétraploïdes sont réputés être plus tardifs et à la date de notation les épis seraient moins montés. Cela pourrait aussi expliquer en partie les épis moins nombreux et même les rendements amoindris des tétraploïdes, surtout pour la deuxième année où il s'agit d'une première coupe, chaque caractère ayant été noté le même jour pour les deux niveaux de ploïdie. Des notations d'épiaison n'ont pas été effectuées pour cette expérience mais les deux niveaux de ploïdie semblaient épier à des dates voisines.

Le tableau V.13 présente des données que nous avons relevées en 1975 sur les populations Syn III dans leur première année après l'installation. La différence est très significative et la tardivité des tétraploïdes s'accorde avec leur développement plus lent au stade jeune. Mais elle est en désaccord avec les résultats de SIMONSEN (1973, 1975) qui observa un développement légèrement plus précoce chez les tétraploïdes de L. perenne et de F. pratensis. AHLOOWALIA aussi (1971b) remarqua une épiaison avancée chez les tétraploïdes de six variétés de L. perenne.

De toute façon une épiaison plus tardive de cinq jours expliquera peut-être la différence de hauteur portée au tableau V.12, mais non celle du nombre d'épis ou du rendement dans la deuxième année. Il est vrai que notre matériel Syn III (comme le matériel de SIMONSEN) a pu évoluer depuis son doublement vers une précocité plus régulière, tandis que les familles C_1 observées par P. MANSAT auraient peut-être été plutôt étalées avec certaines d'entre elles très tardives.

Notons enfin une amélioration de la digestibilité in vitro chez les tétraploïdes mais une baisse de la teneur en azote. D'autres auteurs ont présenté des résultats variables pour ces caractères (van BOGAERT, 1975). A priori on pourrait penser que si l'effet primitif du passage au niveau tétraploïde était une augmentation de la taille des cellules et en conséquence du rapport volume/surface, il yaurait une augmentation de la teneur des constituants du cytoplasme - des glucides solubles mais aussi des protéines et des acides nucléiques. La diminution de la teneur en azote souligne donc une modification du contenu de la cellule.

V.6. LA VARIATION INTRAPARCELLAIRE.

Comme nous l'avons expliqué au chapitre MATERIEL ET METHODES, la plupart des expériences étaient installées en parcelles de trois plantes. Chaque plante ayant été notée individuellement nous disposons d'une estimation de la variance entre plantes d'une même famille dans une même parcelle. Dans le cas du diallèle à partir d'autofécondations et de ses éléments diagonaux la variance est estimée entre plantes d'une même famille dans un bloc. Dans une large mesure elle est intraparcellaire mais avec une composante interparcellaire dont l'importance est faible et sensiblement égale aux deux niveaux de ploïdie.

Dans le cas de l'étude continue nous avions 20 plantes diploïdes et 50 tétraploïdes, 10 par caissette, pour chacune de trois générations synthétiques. Nous avons estimé la variance à l'intérieur de chaque caissette.

Les coefficients de variation ($s/\bar{x}$) calculés de ces estimations sont portés sur le tableau V.14.

Les valeurs des différentes expériences sont du même ordre. Celles de l'étude continue sont plus importantes que les autres, étant la mesure d'une variation intrapopulation plutôt qu'intrafamille de pleines-soeurs. Le diallèle et ses diagonaux aussi ont des coefficients un peu supérieurs en moyenne, reflétant peut-être la composante interparcellaire qu'ils comprennent. Inversement l'étude des niveaux de consanguinité (qui comprenait tout le matériel des autres expériences) semble avoir eu moins de variabilité. Cette expérience fut la seule installée au printemps, dans des conditions où les températures allaient en s'améliorant. Les plantes qui prirent un mauvais départ atteignaient les différents stades plus tard et donc en conditions plus favorables, ce qui aurait pu resserrer la variation. Cependant l'écart dans le temps entre les individus n'était pas trop important et nous considérons que cet effet aurait été faible. Dans le cas contraire nous sommes en présence du problème sérieux qu'est une corrélation entre les effets génétiques et les effets du milieu.

Il y a une tendance générale pour les coefficients à être plus importants chez les tétraploïdes. Les différences ne sont pas grandes et sont souvent renversées. Notons quelques écarts assez importants pour l'intervalle entre la sortie d'une feuille et celle de la talle à son aisselle. Il y avait une tendance pour la troisième talle à se faire attendre chez

TABLEAU V. 14

COEFFICIENTS DE VARIATION DIPLOIDES ET TETRAPLOIDES DE DIVERSES EXPERIENCES

Caractère / Essai		Sortie feuille 5	Talles aux 6 feuilles	Phyllochrone	Intervalle§ feuille - talle	Durée élongation d'une feuille	Longueur une feuille
Diallèle*	2n	0,080	0,199	0,108	0,150		0,125
	4n	0,079	0,200	0,124	0,193		0,133
Diagonaux*	2n	0,085	0,203	0,092	0,108		0,146
	4n	0,084	0,225	0,123	0,168		0,144
Croisements	2n	0,088	0,179	0,100	0,119	0,103	0,124
doubles	4n	0,105	0,187	0,116	0,138	0,105	0,133
Niveaux de	2n	0,058		0,061	0,072	0,106	0,135
consanguinité	4n	0,061		0,067	0,073	0,106	0,130
Sélection	2n	0,087	0,164	0,100	0,110	0,095	0,107
	4n	0,083	0,177	0,097	0,111	0,084	0,111
Etude	2n	0,114	0,222	0,117		0,085	0,176
continue	4n	0,114	0,238	0,161		0,095	0,156

La moyenne sur 27 comparaisons (non comprise l'étude continue) de

$$\ln CV_{4n} - \ln CV_{2n} = 0,0721, \text{ avec un écart type de } 0,0227$$

§ L'intervalle entre les sorties d'une feuille et d'une talle à son aisselle.

* Diallèle à partir d'autofécondations.

les plantes les plus tardives, déjà ombrées par leurs voisines, cet effet étant plus marqué chez les tétraploïdes.

Une plus grande variation intraparcellaire aurait pu venir de trois sources :

1) Les trois plantes d'une parcelle occupaient des positions identifiables. L'une était voisine d'une plante de bordure qui était elle-même contre le bout de la caissette ; la troisième était voisine du premier individu de la parcelle suivante ; et la deuxième plante était entre les deux. Il y a aussi dans toute expérience des aléas non contrôlés du milieu. Il aurait pu y avoir entre les niveaux de ploïdie une différence de sensibilité au micro-environnement. Notons cependant que pour l'étude continue, où toutes les plantes occupaient des positions similaires, les tétraploïdes étaient encore les plus variables pour cinq des six caractères.

2) Il aurait pu y avoir une plus grande variabilité aléatoire des tétraploïdes - une moins bonne régulation de la croissance. Mais notre étude continue a montré une croissance tétraploïde très bien contrôlée avec une initiation régulière de nouvelles feuilles et une élongation linéaire de celles-ci.

3) Une troisième source possible de variation intraparcellaire est la variation génétique à l'intérieur des familles. Seuls des croisements entre parents homozygotes donnent des descendances homogènes. Une variation génétique intrafamiliale plus importante chez les tétraploïdes expliquerait nos résultats.

Etant donné que pour tous les caractères en question sauf le nombre de talles au stade 6 feuilles, la moyenne tétraploïde était supérieure à la moyenne diploïde, les coefficients de variation plus grands chez les tétraploïdes reflètent des variances relativement plus grandes encore.

Cette variation intraparcellaire accrue, même de façon modeste, nuira à la précision des comparaisons entre familles et rendra plus difficile la tâche du sélectionneur. En revanche, dans la mesure où elle est d'origine génétique, la plus grande hétérogénéité intrafamiliale des tétraploïdes assurera une variabilité soutenue et permettra de maintenir une pression de sélection plus forte.

CHAPITRE VI

-:-:-:-:-:-

RESULTATS DES EXPERIENCES GENETIQUES

-:-:-:-:-:-

VI.1. ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE.

Bien que ce ne fût pas la première des expériences réalisées, nous considérerons d'abord l'étude des niveaux de consanguinité. Il est possible de comparer différentes générations à contenus géniques similaires sans faire intervenir un modèle génétique statistique mais en considérant leurs structures. C'est une approche suivie par GUY (1970, 1972 ; GUY et GENIER, 1967). Les moyennes des différentes générations sont données au tableau VI.1), les analyses de variance au tableau VI.2. Le tableau VI.4 donne les valeurs pour chaque génération des divers paramètres de structure qui peuvent servir à décrire les différences observées. Ces paramètres ont déjà été présentés lors de la description de l'expérience.

Du tableau VI.2 nous remarquons que les différences entre générations sont significatives dans la plupart des cas. Le caractère pour lequel une influence de la ploïdie est le plus clairement mise en évidence est la date de sortie de la cinquième feuille qui est très dépendante de la vigueur de départ de la plantule. La différence entre les longueurs de deux feuilles successives ne manifeste à aucun niveau un effet significatif de génération et l'effet sur la période de croissance de la feuille 5, significatif au seuil de 5 % chez les tétraploïdes, ne l'est pas au niveau diploïde. La variation entre familles au sein des différentes générations est toujours significative. En somme, les caractères se distinguent de la même façon aux deux niveaux de ploïdie.

Les carrés moyens sont du même ordre quoiqu'ils aient une légère tendance à être plus importants pour les tétraploïdes. L'examen des espérances des carrés moyens (tableau VI. 3) nous permet d'estimer les σ_f^2 et σ_N^2 qui, elles aussi, sont un peu plus grandes chez les tétraploïdes pour 6 et 5 des 8 caractères respectivement.

La similitude des résultats aux deux niveaux de ploïdie ne nous permet pas de conclure avec confiance que la consanguinité ait les mêmes

LISTE DES ABREVIATIONS DE CARACTERES.

$l_5 + l_4$ - somme des longueurs des feuilles 4 et 5 sur la talle principale.

$l_5 - l_4$ - différence des longueurs des feuilles 4 et 5 sur la talle principale.

t_s - nombre de talles au stade de 6 feuilles.

f_5 - jour d'apparition de la feuille 5 sur la talle principale.

$f_6 - f_3$ - jours entre l'apparition des feuilles 3 et 6 sur la talle principale (3 fois le phyllochrone).

$t_3 - f_3$ - jours entre l'apparition de la feuille 3 et d'une talle primaire à son aisselle.

$f_c - f_5$ - jours entre l'apparition de l'extrémité de la feuille 5 et de sa ligule.

M.V. - poids de matière verte.

TABLEAU VI. 1a

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE - DIPLOIDES

GENERATION	Nbre de familles	$l_5 + l_4$ mm	$l_5 - l_4$ mm	$\sqrt{t_s}$	f_5 °jours x 100	$f_6 - f_3$ °jours x 100	$t_3 - f_3$ °jours x 100	$f_c - f_5$ °jours x 100	log M.V.
FSI_1	5	148,45	10,00	2,003	20,70	20,04	20,84	10,06	1,335
FSD	8	159,65	11,33	1,975	18,96	19,15	19,50	9,96	1,428
Cr3-V	7	163,86	12,26	2,028	19,23	19,35	19,81	10,12	1,415
DI_1	12	176,46	11,82	2,060	19,32	19,36	19,99	10,18	1,448
CrD	12	173,43	12,59	2,049	18,40	19,29	19,34	10,08	1,470
I_1	7	146,70	11,76	1,934	26,63	21,00	22,34	10,89	1,137
F_1	14	154,20	11,71	2,067	24,84	20,15	20,37	10,00	1,279
SH	5	176,55	13,88	2,083	18,07	19,02	18,81	10,03	1,494
SF_1	1	155,40	13,40	2,157	18,76	19,72	19,26	10,30	1,392
Moyenne		163,23	11,95	2,033	20,92	19,67	20,08	10,15	1,377

I_1 _ autofécondations des plantes traitées

F_1 - croisements des plantes traitées

FSI_1 - accouplements frère-soeur dans les I_1

FSD - accouplements frère-soeur dans les F_1

Cr3-V - accouplements entre demi-soeurs dans les F_1

DI_1 - croisements entre familles I_1

CrD - croisements entre familles non parentes F_1

SH - familles dans la génération syn IV

SF_1 - autofécondation d'une famille F_1

TABLEAU VI. 1b

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE - TETRAPLOIDES

GENERATION	Nbre de familles	$l_5 + l_4$ mm	$L_5 - l_4$ mm	$\sqrt{t_s}$	f_5 °jours x 100	$f_6 - f_3$ °jours x 100	$t_3 - f_3$ °jours x 100	$f_c - f_5$ °jours x 100	log M.V.
FSI_1	6	194,67	18,60	2,009	22,89	23,20	23,63	11,63	1,420
FSD	8	199,34	16,54	1,973	21,56	21,93	22,07	11,26	1,450
Cr3-V	7	197,16	18,40	2,047	21,32	21,61	21,62	10,89	1,470
DI_1	12	200,98	17,84	2,014	20,98	21,38	21,51	11,24	1,471
CrD	12	198,25	17,78	2,013	20,92	21,48	21,25	10,97	1,489
I_1	5	198,00	18,45	1,982	26,62	23,34	24,08	12,04	1,309
F_1	14	193,22	20,44	1,970	26,84	22,80	23,53	11,54	1,332
SH	7	210,05	18,78	2,214	20,29	20,70	20,57	10,74	1,573
SF_1	1	200,33	15,93	2,037	19,31	19,53	19,72	10,47	1,562
Moyenne		198,60	18,42	2,021	22,67	21,95	22,17	11,25	1,440

TABLEAU VI. 2

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE - ANALYSES DE VARIANCE

DIPLOIDES

CARRES MOYENS

FACTEUR	D.L.	$l_5 + l_4$ mm	$l_5 - l_4$ mm	$\sqrt{t_s}$	f_5 °jours x 100	$f_6 - f_3$ °jours x 100	$t_3 - f_3$ °jours x 100	$f_c - f_5$ °jours x 100	log M.V.
Entre niveaux	8	5343	$30,6^{n.s.}$	$0,0960^{n.s.}$	405,2	15,13	36,73	$2,922^{n.s.}$	0,5076
Entre familles (Intra niveaux)	62	1518	40,1	0,0687	14,9	4,51	7,15	2,236	0,0334
Erreur	280	179,5	12,7	0,0141	2,65	0,992	1,37	0,485	0,0101

TETRAPLOIDES

CARRES MOYENS

FACTEURS	D.L.	$l_5 + l_4$ mm	$l_5 - l_4$ mm	$\sqrt{t_s}$	f_5 °jours x 100	$f_6 - f_3$ °jours x 100	$t_3 - f_3$ °jours x 100	$f_c - f_5$ °jours x 100	log M.V.
Entre niveaux	8	$944^{n.s.}$	$63,6^{n.s.}$	0,2062	291,3	33,33	61,63	5,922	0,2728
Entre familles (Intra niveaux)	63	2222	60,4	0,0262	14,8	9,30	10,04	2,702	0,0419
Erreur	284	301,9	16,8	0,0122	2,26	1,351	1,84	0,717	0,0070

n.s. - non significatif au seuil 5%

Tout autre carré moyen "entre niveaux" est significatif à ce seuil.

TABLEAU VI. 3

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE.
ESTIMATIONS DES COMPOSANTES DE VARIANCE.

DIPLOIDES

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	$\sqrt{t_s}$	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$	Ln M.V.
σ_f^2 - familles	355,052	5,479	0,01115	2,444	0,704	1,155	0,350	0,00467
σ_N^2 - niveaux	99,998	0	0,00007	10,204	0,278	0,773	0,018	0,01240

TETRAPLOIDES

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	$\sqrt{t_s}$	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$	Ln M.V.
σ_f^2 - familles	384,053	8,723	0,00279	2,509	1,590	1,639	0,397	0,00698
σ_N^2 - niveaux	0	0,082	0,00463	7,118	0,618	1,328	0,083	0,00594

TABLEAU VI. 4

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE - PARAMETRES DE STRUCTURE

GENERATION	F_{2n}*	F_{4n}	$F_{mère}$	Nbre allèles	N.h.p.	triples	P_0	P_1	P_2	P_3	P_4
FSI_1	0,5	0,4815	0,4444	1,90	0,90	0	0,0988	0,4938	0,4074	0	0
FSD	0,25	0,2037	0,1111	2,89	2,91	1,78	0,0031	0,0988	0,1451	0,6173	0,1358
Cr3-V	0,125	0,1204	0,1111	3,33	4,07	2,67	0,0015	0,0494	0,0231	0,5185	0,4074
DI_1	0	0,1481	0,4444	3,11	3,53	2,22	0	0	0,1975	0,4938	0,3086
CrD	0	0,0370	0,1111	3,78	5,35	3,56	0	0	0,0123	0,1975	0,7901

* F_{2n} le seul paramètre appliqué aux diploïdes

effets car, nous l'avons déjà signalé, des effets de l'âge des graines et des conditions de leur formation interviennent. Ainsi, au tableau VI.1 nous remarquons que les générations I_1 et F_1 (celle-ci n'est pas du tout consanguine au niveau diploïde) sont uniformément faibles, tandis que la génération SH, récoltée dans des conditions favorables, se comporte très bien malgré une certaine consanguinité. En outre, les croisements 3-voie représentent un échantillon particulier du matériel génétique. Néanmoins, pour maintenir le nombre de générations nous les avons fait intervenir dans des calculs ultérieurs.

La comparaison des tableaux VI.1 et VI.4 révèle que les différences entre les générations sont liées à la consanguinité. Néanmoins une anomalie importante est à souligner. Le croisement de deux individus diploïdes non parents, quelle que soit leur consanguinité, donne une descendance parfaitement hétérozygote, ce qui est l'un des principes des variétés hybrides. Par contre, chez les tétraploïdes un résidu de la consanguinité des parents se retrouve dans le croisement. Ainsi les générations DI_1 et CrD (tableau VI.4) sont formées toutes les deux par le croisement d'individus indépendants, et F_{2n} est zéro pour les deux cas. Mais la proportion d'homogamètes donnée par les parents tétraploïdes est de 4/9 pour le premier cas et de 1/9 pour le second, cette différence étant reflétée dans les valeurs de F_{4n}. C'est cette particularité des tétraploïdes qui a amené DEMARLY (1963) à discuter la recherche d'une hétérozygotie maximum, car il a été montré expérimentalement que la vigueur de la descendance dépend de la consanguinité des parents, par exemple par DEMARLY (1963) chez Medicago sativa, tétraploïde naturel, et par LUNDQVIST (1966) chez les tétraploïdes artificiels de Secale cereale.

Or, nos résultats ne mettent pas en évidence une telle différence chez les tétraploïdes. Il nous semble que là encore nous avons affaire à un effet de la santé de la plante-mère. Les plantes-mères des DI_1, plus consanguines et plus fragiles, ont été mieux soignées pendant l'hiver précédant le croisement. En plus les parents des CrD ont servi également à la création des FSD et des Cr-3v, les plantes ayant été éclatées juste avant d'être croisées et ayant subi des transferts en serre et hors serre pour assortir leurs précocités.

Nous savons donc que chez les tétraploïdes au moins la régression de la vigueur sur le coefficient de consanguinité ne sera pas parfaite. Nous notons cependant que pour les deux paires de générations ayant les mêmes plantes-mères, DI_1- FSI_1 d'une part, et CrD-FSD de l'autre, les croisements sont toujours plus vigoureux que les fécondations frère-soeur.

Les corrélations et régressions des comportements des cinq générations retenues avec leurs niveaux de consanguinité pour les deux niveaux de ploïdie sont portées au tableau VI.5. Les renseignements à en tirer sont :

- l'effet de la consanguinité est toujours dans le sens qu'on attendrait. Pour la différence entre les longueurs de deux feuilles successives, et la période de croissance de la feuille 5, les deux seuls caractères où nous n'aurions pas pu prévoir avec confiance l'effet de la faiblesse, les corrélations ne sont significatives que pour un niveau de ploïdie, et à l'autre niveau sont en sens inverse. Rappelons que le carré moyen "entre générations" était non significatif aux deux niveaux pour le premier de ces caractères, significatif à 5 % chez les seuls tétraploïdes pour le second ;
- l'effet de la consanguinité sur le nombre de talles à un stade donné n'est pas significatif ;
- la longueur des feuilles est plus influencée chez les diploïdes, la vitesse de développement chez les tétraploïdes ;
- le logarithme du poids vert est en corrélation négative très étroite avec le coefficient de consanguinité ;
- les régressions, c'est-à-dire l'effet sur le comportement par unité d'augmentation du coefficient de consanguinité, sont du même ordre aux deux niveaux de ploïdie. L'effet d'une génération d'autofécondation estimé à partir des coefficients de régression, en supposant les croisements doubles non consanguins, est moindre chez les tétraploïdes (tableau VI.6).

Il a été remarqué chez des espèces naturellement tétraploïdes, que la baisse de vigueur dans des descendances consanguines (même légèrement) est souvent plus importante que prévue à partir du simple coefficient de consanguinité. BUSBICE et WILSIE (1966) proposèrent comme explication que des associations de 3 ou 4 allèles différents (vite perdues avec un peu de consanguinité) seraient un facteur important de vigueur. BERNINGER (1967) examina plusieurs modèles génétiques qui pourraient expliquer un effet plus ou moins fort de la consanguinité.

Pour la gamme de consanguinité considérée, les interactions inter-alléliques d'ordre élevé ne sont pas nécessaires à l'explication de nos résultats et leurs corrélations avec les moyennes des générations (tableau VI.7) ne sont guère meilleures que celles du coefficient de consanguinité. Nos données ne sont donc pas de la même nature que celles examinées par BUSBICE et WILSIE. Il est vrai que les différents indices de consanguinité sont corrélés (tableau VI.8).

TABLEAU VI. 5

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE
REGRESSION DES MOYENNES DES GENERATIONS
SUR LES COEFFICIENTS DE CONSANGUINITE

Caractère	DIPLOIDE			TETRAPLOIDE		
	Corrélation 3 D.L.	Coefficient régression	Ecart type	Corrélation 3 D.L.	Coefficient régression	Ecart type
$l_5 + l_4$	- 0,980**	- 52,58	6,21	- 0,659	- 9,225	6,072
$l_5 - l_4$	- 0,927*	- 4,485	1,05	0,318	1,507	2,590
$\sqrt{t_s}$	- 0,743	- 0,1228	0,064	- 0,250	- 0,038	0,086
f_5	0,833§	3,39	1,3	0,973**	4,59	0,62
$f_6 - f_3$	0,751	1,253	0,636	0,960**	4,201	0,707
$t_3 - f_3$	0,740	2,080	1,093	0,990**	5,547	0,451
$f_c - f_5$	- 0,520	- 2,082	1,977	0,918*	1,569	0,391
Ln M.V.	- 0,937*	- 0,1228	0,0640	- 0,978**	- 0,1538	0,0091

* significatif au seuil de 5%.

** significatif au seuil de 1%.

§ significatif au seuil de 5% par la transformation Z - test à 1 queue.

TABLEAU VI. 6

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE
EFFET CALCULE DU A UNE GENERATION D'AUTOFECONDATION

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	$\sqrt{t_s}$	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$	Ln M.V.
2n	- 15 %	- 18 %	- 3 %	+ 9 %	+ 3 %	+ 5 %	- 10 %	- 4 %
4n	- 0,08 %	+ 1,4 %	- 0,03 %	+ 4 %	+ 3 %	+ 4 %	+ 2 %	- 2 %

TABLEAU VI. 7

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE.

CORRELATIONS DES MOYENNES TETRAPLOIDES

AVEC LE NOMBRE D'ALLELES.

Caractère	
$l_5 + l_4$	0,568
$l_5 - l_4$	- 0,246
t_s	0,288
f_5	- 0,931*
$f_6 - f_3$	- 0,919*
$t_3 - f_3$	- 0,967**
$f_c - f_5$	- 0,929*
Log M.V.	0,984**

* significatif au seuil de 5%.

** significatif au seuil de 1%.

TABLEAU VI. 8

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE

CORRELATIONS CHEZ LES TETRAPLOIDES ENTRE LES DIVERS PARAMETRES DE STRUCTURE.

(voir les définitions au tableau III. 8)

	F	F_3	NBAL	NHETP	TRIPLE	P_1	P_2	P_3	P_4
F_3	0,960								
NBAL	-0,990	-0,912							
NHETP	-0,975	-0,874	0,996						
TRIPLE	-0,985	-0,899	0,999	0,998					
P_1	0,942	0,996	-0,899	-0,845	-0,874				
P_2	0,968	0,997	-0,925	-0,892	-0,914	0,986			
P_3	0,942	0,871	-0,949	-0,936	-0,948	0,871	0,865		
P_4	-0,588	-0,772	0,485	0,406	0,459	-0,807	-0,737	-0,555	
P_5	-0,848	-0,670	0,909	0,943	0,921	-0,623	-0,704	-0,814	0,081

TOWNSEND et REMMENGA (1968) observèrent chez les tétraploïdes artificiels de Trifolium hybridum, avec une gamme de consanguinité de 0,10 à 0,52, une baisse de vigueur compatible avec l'évolution du coefficient.

DEWEY (1966, 1969) étudia l'effet de la consanguinité chez les tétraploïdes naturels et artificiels du même complexe d'espèces (Agropyron desertorum, A. cristatum.) Chez les premiers il trouva des résultats similaires à ceux de BUSBICE et WILSIE, tandis que chez les tétraploïdes induits la baisse de vigueur associée à une augmentation donnée du coefficient de consanguinité fut du même ordre que celle observée au niveau diploïde ; c'est-à-dire que l'effet d'un même système de génération consanguine fut bien moindre. DEWEY (1969) nota que ses données étaient conformes aux résultats publiés par d'autres auteurs. Tandis que des espèces tétraploïdes naturelles (luzerne, dactyle) manifestent généralement une chute de vigueur de 30 % ou plus avec une génération d'autofécondation, les tétraploïdes induits de diverses espèces (maïs, Trifolium hybridum, Lolium spp) sont beaucoup plus résistants (18 % de baisse maximum).

DEWEY proposa que chez les tétraploïdes naturels, la pression de sélection contre les mutations récessives défavorables étant inférieure à celle au niveau diploïde, ces allèles s'accumulent davantage et, découverts par la consanguinité, entraînent cette baisse de vigueur inattendue. Les tétraploïdes induits par contre ont la fréquence d'allèles néfastes de la population diploïde d'origine.

En faveur de la thèse de BUSBICE et WILSIE on pouvait remarquer que les tétraploïdes induits n'ont pas pu évoluer vers l'exploitation des possibilités des associations entre 3 et 4 allèles et sont donc moins affectés par leur disparition. Chez les tétraploïdes naturels par contre les interactions multialléliques ont peut-être été mises en valeur par la sélection naturelle, ayant permis à la plante de survivre à la concurrence des populations diploïdes.

Pour le maïs (Zea mays) tétraploïde, divers résultats ont été publiés. RANDOLPH (1942) trouva que des lignées homozygotes doublées étaient très faibles par rapport aux diploïdes, tandis que la tétraploïdisation de matériel hétérozygote apportait plutôt un gain de vigueur. LEVINGS, DUDLEY et ALEXANDER (1967) trouvèrent que la régression sur le simple coefficient de consanguinité rendait compte de plus 99 % de la variation de 5 générations avec des coefficients de consanguinité allant de 0,09 à 0,80. RICE et DUDLEY (1974) créèrent

TABLEAU VI. 9

ETUDE DES NIVEAUX DE CONSANGUINITE

REGRESSION DES MOYENNES DES GENERATIONS SUR F.

Paramètres calculés à partir des données de LUNDQVIST (1966) sur seigle

	DIPLOIDE		TETRAPLOIDE	
CARACTERE	r	b	r	b
Hauteur des plantes	- 0,987**	- 45,37	- 0,994**	- 71,96
Diamètre de la paille	- 0,999**	- 0,849	- 0,994**	- 1,493
Nbre épis	- 0,995**	- 2,759	- 0,902*	- 2,545
Poids de la paille	- 0,999**	-18,01	- 0,966**	-22,71
Nbre épillets §	- 0,999**	-12,68	- 0,993**	-12,36
% de graines §	- 0,981**	-19,99	- 0,993**	-37,31
Poids des graines §	- 0,988**	- 6,55	- 0,999**	-23,87
Rendement en graines §	- 0,997**	- 1,25	- 0,996**	- 1,76
Rendement total en graines	- 0,990**	- 8,531	- 0,947*	- 7,957

§ observés sur l'épi le plus grand.

* significatif au seuil de 5%

** significatif au seuil de 1%

10 générations avec un F allant de 0 à 0,52. Selon le caractère, la régression sur F expliquait de 50 à 90 % de la variabilité, d'autres paramètres, tels que la fréquence des duplex, ayant parfois un rôle significatif. Les auteurs remarquèrent que l'effet de la consanguinité était moins grand que ce qu'avaient observé d'autres auteurs chez les espèces naturellement tétraploïdes.

Une étude de l'effet de la consanguinité sur un matériel diploïde et tétraploïde isogénique fut réalisée chez le seigle (Secale cereale) par LUNDQVIST (1966). Avec cinq générations, dont des lignées pures (F = 1) et des croisements doubles ($F_{2n} = 0$, $F_{4n} = 0{,}111$), le simple coefficient de consanguinité rendait compte de plus de 80 % de la variabilité présente, chez les tétraploïdes comme chez les diploïdes (tableau VI.9). Les coefficients de régression, que nous avons calculés à partir des données publiées par LUNDQVIST, sont du même ordre aux deux niveaux de ploïdie, quoiqu'ils tendent à être supérieurs pour les tétraploïdes. La chute de vigueur associée au passage $F_1 - F_2$ fut plus importante chez les diploïdes en pourcentage, comme en valeur absolue. La F_1 tétraploïde était déjà consanguine. Les données de LUNDQVIST montrent donc la résistance à la consanguinité (moindre effet d'une fécondation consanguine) attendue chez les tétraploïdes, mais l'évolution de la vigueur par rapport au coefficient de consanguinité (qui lui, change moins) est un peu plus importante. De toute façon les coefficients des deux niveaux de ploïdie n'ont pas strictement le même sens.

Ne disposant que de cinq générations, nous ne pouvons pas examiner de près l'introduction d'un deuxième paramètre dans nos estimations. Les expressions en termes de F sont améliorées par l'introduction de F^2, celles en termes de nombre d'allèles par l'introduction de la fréquence d'associations entre trois allèles différents, mais il ne reste pas assez de degrés de liberté d'erreur pour en juger la valeur.

Nous avons essayé d'estimer une valeur pour chacune des cinq structures de génotype (a_4, a_3b, a_2b_2, a_2bc, abcd). Avec cinq équations et cinq inconnues le calcul était possible mais l'effet de la plante-mère que nous avons déjà évoqué, la faible fréquence des homozygotes, même dans la génération la plus consanguine (moins de 10 %), et la non indépendance des fréquences des différentes structures, font que l'erreur est importante et nous ne sommes pas en mesure de la contrôler. Pour tous les caractères nos calculs ont abouti à rapprocher les valeurs des homozygotes et les tri ou tétragéniques, les simplex et duplex ayant des valeurs à l'écart. Même en ignorant les homozygotes, les autres structures ne se classaient pas de la façon attendue.

Par contre, LUNDQVIST, avec sa gamme importante de consanguinité, réussit très bien à estimer une valeur pour chaque structure. En supposant l'absence de ségrégation pseudo-équationnelle il trouva des valeurs duplex supérieures à celles des simplex, mais quand il admit le phénomène cette différence fut plutôt renversée. LUNDQVIST conclut qu'il n'y avait pas de différence significative entre les deux structures bigéniques.

L'aptitude du simple coefficient de consanguinité à bien expliquer les résultats pourrait peut-être surprendre et suggérer que les interactions entre plus que deux allèles ne soient guère importantes, ou au moins, que leurs effets n'aillent pas tous dans le même sens. Néanmoins, tout autre indice de structure covarie avec ce coefficient, et l'examen d'un nombre plus important de générations permettrait de discerner d'autres influences, comme ce fut le cas pour l'étude du maïs réalisée par RICE et DUDLEY (1974).

VI.2. LES ANALYSES DE VARIANCE

Les tableaux VI.10 - VI.16 récapitulent les analyses de variance et les estimations des composantes de variance des trois expériences génétiques principales. D'une manière générale les carrés moyens, comme les composantes de variance, sont du même ordre aux deux niveaux de ploïdie.

Regardant d'abord le diallèle à partir d'autofécondations (les tableaux VI.10a,b) nous remarquons que les carrés moyens "manchon" et "manchon x réciproque spécifique" sont trop souvent inférieurs à l'erreur, surtout chez les diploïdes, ce qui fait penser que celle-ci est surestimée. Rappelons que ces estimations sont des approximations qui cherchent à tenir compte des effectifs inégaux des familles.

Les carrés moyens "parents" sont surtout significatifs pour les caractères de dimension (longueur des feuilles). Le peu de degrés de liberté associé à l'erreur limite la puissance de ce test.

Parmi les effets de croisement, c'est le carré moyen de l'AGC qui est toujours significatif. Chez les tétraploïdes les carrés moyens de l'ASC ne sont jamais supérieurs aux carrés moyens "manchons". Aux deux niveaux de ploïdie c'est la longueur des feuilles qui subit le plus les effets réciproques. Que la date de sortie de la feuille 5 ne soit pas particulièrement sujette à ces derniers effets indique qu'ils ne sont pas simplement le reflet d'un

TABLEAU VI. 10a

ANALYSE DE VARIANCE DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS :
DIPLOIDES

CARRES MOYENS

Facteur	D.L.	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
Parents	6	1483,45**	182,79**	0,4257	7,111*	2,673	4,049*
Erreur parents	6	135,56	12,30	0,1497	1,320	0,822	0,491
AGC	6	1116,57**	113,27**	1,1087**	10,735*	5,987**	10,632**
ASC	14	264,83**	11,96	0,1803	3,083**	0,907	0,897
Manchon	18	72,92	5,87	0,1373	0,962	0,480	0,738
Récip. gén.	6	420,46**	29,94	0,0760	1,245	0,960*	1,112
Récip. sp.	15	189,74	11,76	0,0538	1,141	0,330	0,661
Manch. x r. sp.	16	137,29	5,72	0,1154	0,936	0,245	0,251
Erreur§	193	99,67	11,69	0,1216	1,158	0,471	0,764
Erreur§§ corrigée	193	123,59	14,50	0,1508	1,436	0,584	0,947

§ Erreur estimée de l'analyse préliminaire (voir le chapitre III).

§§ Erreur corrigée pour permettre les tests (voir le tableau III. 4).

* Significatif au seuil de 5%.

** Significatif au seuil de 1%.

TABLEAU VI. 10b

ANALYSE DE VARIANCE DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS : TETRAPLOIDES.

CARRES MOYENS

Facteur	D.L.	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
Parents	6	2261,56**	110,60*	0,6116**	2,592	1,685	0,354
Erreur parents	6	152,55	27,63	0,0816	0,787	0,680	1,247
AGC	6	1286,35**	147,56**	0,9613**	5,339**	3,579**	6,783**
ASC	14	204,52	16,87	0,1193	0,713	0,603	1,738
Manchon	18	216,37	21,93	0,1817**	1,003	0,602	1,754
Récip. gén.	6	760,31**	41,76	0,0892	1,268	1,055	1,694
Récip. sp.	14	144,75	11,41	0,0257	0,809	0,308	0,650
Manch. x r. sp.	14	138,69	15,11	0,0731	0,346	0,159	0,177
Erreur§	199	119,62	19,25	0,0678	0,885	0,425	1,056
Erreur§§ corrigée	199	159,09	25,60	0,0775	1,177	0,565	1,404

§, §§, *, ** - mêmes significations qu'au tableau VI. 10a

TABLEAU VI. 10c

ANALYSE DE VARIANCE DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS :
ESTIMATIONS DES VARIANCES (voir au tableau III. 4), AVEC ECARTS TYPES

DIPLOIDES

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
σ_g^2AGC	42,59	4,94	0,0478	0,383	0,269	0,484
	(28,30)	(2,83)	(0,0277)	(0,274)	(0,049)	(0,266)
σ_s^2ASC	35,31	0	0,0074	0,412	0,081	0
	(23,62)	-	(0,0164)	(0,275)	(0,019)	-
σ_M^2récip. gén.	10,60	0,55	0	0	0,013	0,006
	(7,52)	(0,57)	-	-	(0,017)	(0,020)

TETRAPLOIDES

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
σ_g^2AGC	56,21	6,10	0,0441	0,208	0,151	0,268
	(32,17)	(3,69)	(0,0240)	(0,134)	(0,090)	(0,170)
σ_m^2manchon	35,08	0	0,0494	0	0,041	0,232
	(34,98)	-	(0,0290)	-	(0,099)	(0,285)
σ_M^2récip. gén.	21,47	0,58	0,0004	0,003	0,018	0,010
	(13,59)	(0,75)	(0,0002)	(0,023)	(0,019)	(0,031)

TABLEAU VI. 11

ANALYSE DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS.
CORRELATIONS ENTRE ELEMENTS DIAGONAUX ET LES AGC
(5 degrés de liberté).

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
2n	0,892	0,971	0,801	0,916	0,975	0,935
4n	0,605	0,597	0,480	0,822	0,744	0,089

TABLEAU VI. 12

ANALYSE DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS.
PROPORTION DE LA SOMME DES CARRES TOTALE DES CROISEMENTS,
ASSOCIEE A DIFFERENTS FACTEURS.

DIPLOIDE — CARACTERE

Facteur	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
AGC	0,347	0,485	0,451	0,392	0,500	0,579
ASC	0,192	0,120	0,171	0,262	0,177	0,114
Réciproque (gén. + sp.)	0,278	0,254	0,086	0,150	0,149	0,150
Erreur*	0,182	0,141	0,293	0,196	0,175	0,157

TETRAPLOIDE — CARACTERE

Facteur	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$
AGC	0,335	0,414	0,457	0,382	0,400	0,344
ASC	0,124	0,110	0,132	0,119	0,157	0,206
Réciproque (gén. + sp.)	0,286	0,192	0,071	0,226	0,198	0,163
Erreur*	0,254	0,284	0,340	0,273	0,244	0,288

* "Erreur" = S.C. manchons + S.C. manchons x réciproque spécifique

bon départ encouragé par le milieu maternel, auquel ce caractère là serait plus sensible que les autres.

Notons enfin la corrélation généralement diminuée chez les tétraploïdes entre les éléments diagonaux et les AGC (le tableau VI.11). Les éléments diagonaux sont très consanguins et il semble y avoir une suppression de l'expression génétique en dessous d'un certain seuil de vigueur.

Une importance des carrés moyens AGC ne serait pas étonnante en soi, l'analyse étant conçue pour les maximiser (GALLAIS, 1976a). Mais pour nos données diallèles la prépondérance des AGC retient l'attention et la situation chez Festuca pratensis ressemble donc à celle des Lolium. Les travaux sur ce genre que nous avons résumés au chapitre II.4 concluent à un contrôle génétique essentiellement additif.

Les proportions des sommes des carrés moyens totales attribuées aux différents facteurs sont données au tableau VI.12. La part due à l'erreur est plus importante chez les tétraploïdes, et le rapport des carrés moyens AGC/ASC est augmenté pour les quatre premiers caractères et diminué pour les deux derniers qui, l'un et l'autre, traduisent la rapidité du développement.

Mais ce qui frappe, c'est encore les similitudes des deux niveaux. La prépondérance des AGC, moins forte pour la longueur des feuilles, les effets réciproques forts pour ce même caractère mais insignifiants, avec une forte erreur, pour le nombre de talles ; tous se retrouvent chez les tétraploïdes comme chez les diploïdes. C'est l'intervalle entre la sortie d'une feuille et celle d'une talle à son aisselle ($t_3 - f_3$) dont le contrôle semble le plus perturbé par le passage au niveau tétraploïde, avec une diminution de l'importance des AGC et une augmentation de la part due aux ASC. Mais la précision des variances n'autorise pas une interprétation poussée (tableau VI.10c).

Sur le plan génétique les carrés moyens correspondants des deux niveaux de ploïdie ne représentent pas exactement la même chose. Les interactions multialléliques interviennent dans les ASC tétraploïdes et une partie des effets de dominance se trouve dans les carrés moyens AGC. En particulier la consanguinité des parents qui augmente l'importance de la variance additive dans la descendance a plus d'effet chez les tétraploïdes. Ainsi le coefficient de la variance additive dans la covariance entre demi-frères est de 3/8 (0,375) pour les diploïdes et de 85/144 (0,590) pour les tétraploïdes.

TABLEAU VI. 13a

ANALYSE DE VARIANCE DES CROISEMENTS DOUBLES :
DIPLOIDES.

Facteur	D.L.	CARRES MOYENS						
		$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$ §
Croisements	14	205,25**	4,11**	0,220**	2,087**	2,476**	1,568*	0,409**
AGC	5	271,83	9,02**	0,322	3,541	3,062	1,424	0,102
ASC	9	168,26**	1,39	0,1643*	1,279	2,150**	1,648	0,580**
Ordre	30	174,76**	2,48	0,115	2,720**	3,068**	3,306**	0,584**
2 parents	9	188,97	2,51	0,175	3,197	3,637	2,269	0,859
3 parents	16	133,84	2,28	0,081	2,912	3,055	4,312	0,485
4 parents	5	280,12	3,09	0,116	1,249	2,088	1,952	0,484
Erreur	132	59,29	1,76	0,079	0,650	0,575	0,873	0,136

Les 3 composantes de l'ordre (2, 3, 4 parents) n'ont pas été testées individuellement

TABLEAU VI. 13b

ANALYSE DE VARIANCE DES CROISEMENTS DOUBLES :
TETRAPLOIDES.

Facteur	D.L.	CARRES MOYENS						
		$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$ §
Croisements	14	149,58	3,54	0,098	2,794	3,861	4,586*	0,332
AGC	5	316,90**	3,67	0,127	1,726	4,769	6,553*	0,928§*
ASC	9	56,63	3,47	0,082	3,388*§§	3,357	3,493	0,173
Ordre	5	210,02	4,12	0,074	4,498*	8,292*	5,236	0,963*
Erreur	57	80,01	4,52	0,055	1,564	2,184	2,090	0,348
Erreur composée		140,85	3,91	0,060	2,958	5,181	3,548	0,639

§ degrés x jours.
§§ testés contre l'erreur non composée.
* significatif au seuil de 5%
** significatif au seuil de 1%

TABLEAU VI. 14

ESTIMATIONS DES COMPOSANTES DE VARIANCE DES CROISEMENTS DOUBLES, AVEC ECARTS TYPES.

DIPLOIDES

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$
σ_G^2 - croisements	48,65	0,783	0,0470	0,479	0,634	0,232	0,091
	(24,31)	(0,490)	(0,0262)	(0,247)	(0,293)	(0,188)	(0,049)
σ_f^2 - ordre	76,98	0,479	0,0239	1,380	1,662	1,622	0,299
	(29,52)	(0,438)	(0,0203)	(0,456)	(0,513)	(0,556)	(0,098

TETRAPLOIDES

	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$	t_s	f_5	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$f_c - f_5$
σ_G^{2*} - croisements	69,57	0	0,0431	1,230	1,677	2,496	0
	(54,90)	-	(0,0361)	(1,030)	(1,423)	(1,667)	-
$\sigma_G^{2\S}$ - croisements	8,73	0	0,0381	0	0	1,038	0
σ_f^2 - ordre	77,67	0	0,0063	1,780	3,827	1,863	0,371
	(75,72)	-	(0,0273)	(1,084)	(1,979)	(1,270)	(0,232)

* calculée à partir de l'erreur corrigée - ne tient pas compte des effets ordre.

§ calculée à partir de l'erreur composée - tient compte des effets ordre.

TABLEAU VI. 15

ANALYSE DES FAMILLES F_2.

DIPLOIDE (analyse diallèle)

CARRES MOYENS

Facteur	D.L.	$l_5 + l_4$ mm	$l_5 - l_4$ mm	t_s	f_5 jours	$f_6 - f_3$ jours	$t_3 - f_3$ jours	$f_c - f_5$ jours
Familles	14	267,58**	5,16*	0,3288**	3,788**	6,665**	8,961**	1,8659**
AGC	5	403,17**	6,08*	0,5817**	4,807	10,086	9,898	2,8498
ASC	9	192,26	4,64	0,1884	3,221**	4,764**	8,441**	1,3194**
Erreur	42	104,40	2,38	0,0932	0,608	1,130	1,539	0,2784

TETRAPLOIDE (analyse factorielle famille x bloc - voir au chapitre III)

CARRES MOYENS

Facteur	D.L.	$l_5 + l_4$ mm	$l_5 - l_4$ mm	t_s	f_5 jours	$f_6 - f_3$ jours	$t_3 - f_3$ jours	$f_c - f_5$ jours
Familles	7	291,71**	14,35**	0,0773**	4,849**	7,869**	9,051**	1,378
Erreur	21	41,88	2,35	0,0115	0,877	1,670	1,872	0,652

TABLEAU VI. 16

ANALYSE DES FAMILLES F_2

ESTIMATION DE PARAMETRES.

	$l_5 + l_4$ mm	$l_5 - l_4$ mm	t_s	f_5 jours	$f_6 - f_3$ jours	$t_3 - f_3$ jours	$f_c - f_5$ jours
DIPLOIDE σ_g^2	52,73	0,36	0,0983	0,397	1,331	0,364	0,3826
σ_s^2	87,86	2,26	0,0952	2,613	3,634	6,902	1,0410
σ_F^2	163,18	2,78	0,2356	3,180	5,535	7,422	1,5875
TETRAPLOIDE σ_F^2	249,83	12,00	0,0658	3,972	6,199	7,179	0,726

** significatif au seuil de 1%

* significatif au seuil de 5%

Pour les 2n l'AGC est testée contre l'ASC si celle-ci est significative.

L'analyse des croisements doubles (tableaux VI.13 et VI.14) est gênée par la confusion des variances des interactions entre trois et quatre parents avec les AGC et ASC (interactions entre deux parents) (voir au tableau III.5). Cette confusion entraîne un biais négatif de la variance de l'AGC et positif de l'ASC, ce qui explique pourquoi les carrés moyens de l'AGC sont significatifs seulement lorsque ceux de l'ASC ne le sont pas. Chez les tétraploïdes un carré moyen significatif de l'ordre exige l'emploi de l'erreur composée pour tester les AGC et ASC. Mais le nombre de degrés de liberté associables à ce carré moyen est faible (de l'ordre de 5 à 15 selon le caractère) et permet rarement des tests significatifs.

Les carrés moyens des croisements et de l'ordre sont d'importance comparable, et ceci aux deux niveaux de ploïdie. Les coefficients de la variance additive dans l'un et dans l'autre sont similaires (HILL, 1964). Comme pour le diallèle, il nous semble que c'est la similitude des résultats qu'il faille retenir. Les tests moins souvent significatifs chez les tétraploïdes peuvent être dus aux estimations moins précises de l'erreur. Les parents de ces croisements étant beaucoup moins consanguins que ceux du diallèle, les effets génétiques diffèrent entre niveaux de ploïdie surtout par les interactions entre allèles, si elles sont importantes.

Il est difficile de faire une comparaison entre les niveaux de ploïdie pour le diallèle F_2 (tableaux VI.15 et VI.16). Notons que les effets famille sont uniformément significatifs, les deux niveaux de ploïdie se distinguant ainsi des croisements doubles de la même manière. Dans la mesure où nos données permettent d'en juger, les estimations des σ^2_F sont elles aussi du même ordre aux deux niveaux de ploïdie.

Les données publiées par LUNDQVIST (1966) permettent des analyses diallèle, de croisements doubles et autres. Cet auteur s'intéressait surtout à la comparaison entre niveaux de consanguinité et considérait ses données comme étant basées sur des effectifs trop limités et variables pour supporter des analyses de variance. Tout en reconnaissant la justesse de ce point de vue nous trouvons intéressant de réaliser une analyse plus poussée pour en comparer les résultats aux nôtres. La création de matériel isogénique est un travail lourd et sujet à beaucoup d'aléas. Le chercheur risque d'être toujours en présence de points faibles dans son dispositif expérimental. Ce sera dans la comparaison de plusieurs ensembles de données, chacun imparfait en lui-même, que nous pourrons espérer dégager des conclusions solides.

TABLEAU VI. 17

ANALYSE DE VARIANCE ET COVARIANCE DIALLELE DES DONNEES DE LUNDQVIST (1966) POUR SECALE CEREALE

		DIPLOIDES		TETRAPLOIDES				
	D.L.	Somme des carrés	Carré moyen	Somme des carrés	Carré moyen	ΣXY	Réduction SC_{4n}	r
Hauteur des plantes								
AGC	5	947,13	189,43	396,85	79,37	405,96	174,00	0,662
ASC	9	1259,40	139,93	758,78	84,31	614,44	299,77	0,629 ø
Erreur	14		10,09		22,69			
					Totale	1020,40	471,88	0,639 *
Nombre d'épillets								
AGC	5	72,31	14,46	72,28	14,57	29,95	12,41	0,414
ASC	9	109,79	12,20	94,32	10,48	-8,33	0,63	- 0,082
Erreur	14		4,37		3,75			
Poids des graines								
AGC	5	65,33	13,07	100,52	20,10	71,81	78,93	0,886 *
ASC	9	35,29	3,92	54,77	6,09	22,08	13,82	0,502
Erreur	14		0,73		3,04			
Rendement en graines								
AGC	5	25,16	5,03	8,17	1,64	11,16	4,95	0,773 ø
ASC	9	84,69	9,41	15,49	1,72	20,29	4,86	0,560 ø
Erreur	14		3,17		1,01			
					Totale	31,45	9,00	0,617 *

ø significatif au seuil de 10%

* significatif au seuil de 5%

TABLEAU VI. 18

COMPARAISON DE DIPLOIDES ET TETRAPLOIDES ISOGENIQUES DE AGROPYRON CRISTATUM, CALCULS DE DONNEES DE RENDEMENT DE DEWEY (1969)

				CORRELATIONS		
	Clones	Autofécon-dations	Fécondations libres	Clones/ Autof.	Clones/ F. libres	Autof./ F. libres
Variance 2n	32,30	9,93	7,05	0,867*	0,702Ø	0,858*
Variance 4n	11,20	7,90	6,51	0,938**	0,658	0,740Ø
Corrélation (7 pairs)	0,709Ø	0,814*	0,383			

Ø significatif au seuil de 10%
* significatif au seuil de 5%
** significatif au seuil de 1%

Le matériel de LUNDQVIST fut créé à partir de six lignées homozygotes parentales. Les carrés moyens des croisements doubles comporteraient donc la même confusion des effets majeurs et des interactions d'ordre élevé que nous avons notée dans nos propres données. Nous nous bornons à réaliser l'analyse diallèle des données F_1 de LUNDQVIST (tableau 2 de son texte) pour quatre caractères.

Les carrés moyens d'erreur sont reconstruits à partir des écarts types des moyennes des générations (tableau 4 du texte de LUNDQVIST).

L'analyse diallèle des données de LUNDQVIST est portée au tableau VI.17. Deux observations s'imposent.

Premièrement, les carrés moyens de l'ASC sont relativement plus importants que pour notre propre diallèle. Le seigle est une culture annuelle dont le rendement économique est la graine. Il a une longue histoire de sélection artificielle et de fécondation contrôlée pendant laquelle des lignées homozygotes ont été créées dans l'optique de rechercher un apport important de l'hétérosis. Par tous ces aspects cette espèce diffère de la fétuque des prés. Le diallèle même en question était composé de familles F_1 uniformément duplex (donc l'erreur est faible) tandis que nos familles F_1 de fétuque des prés sont des mélanges de structures duplex, trigéniques et tétragéniques.

En second lieu nous constatons que malgré ces différences les données de LUNDQVIST ressemblent aux nôtres en ce que les décompositions de variance tétraploïdes ne diffèrent pas de façon générale des diploïdes.

KHOSROWCHAHLI (1974) réalisa des croisements diallèles isogéniques de diploïdes naturels et de tétraploïdes induits chez Medicago sativa. Les carrés moyens de l'AGC étaient comparables aux deux niveaux de ploïdie et ceux de l'ASC étaient augmentés ou diminués chez les tétraploïdes selon le caractère. Aucune évolution générale en passant à l'état tétraploïde ne se dégagea. KHOSROWCHAHLI proposa dans sa discussion que les caractères laissant intervenir de nombreuses interactions multialléliques seraient les plus aptes à subir une augmentation de leur variance.

Notons enfin les résultats de DEWEY (1969) chez Agropyron cristatum. Les variances des diverses générations, comme les covariances entre elles, ne furent pas sensiblement modifiées par le passage à l'état tétraploïde (tableau VI.18).

De façon générale nous pouvons dire que nos résultats, avec ceux de LUNDQVIST , de KHOSROWCHAHLI et de DEWEY, sur quatre espèces différentes à bien des égards, quoique toutes allogames, montrent un comportement en croisement, tel qu'on le voit par l'analyse de variance, assez peu changé par la tétraploïdisation.

VI.3. ESTIMATION DES PARAMETRES GENETIQUES.

Lors de notre examen de modèles mathématiques nous avons relevé deux sous-modèles qui simplifient suffisamment la situation génétique chez les tétraploïdes pour la rendre manipulable et soluble.

Tout carré moyen d'une expérience génétique (un diallèle par exemple) et toute covariance entre paramètres statistiques peut être exprimé en fonction de covariances entre apparentés. Les espérances de ces covariances sont, à leur tour, exprimables en paramètres génétiques selon le modèle appliqué. Les espérances des carrés moyens et des covariances entre facteurs sont ainsi exprimées en paramètres génétiques à estimer.

Le nombre d'observations étant supérieur au nombre de paramètres à calculer, nous recourons à une solution de régression progressive par la recherche de moindres carrés des écarts. Or, les observations les plus précises apportent le plus d'information. Nous aurions donc eu intérêt à pondérer les carrés moyens et les covariances, avec leurs espérances, par l'inverse de leurs écarts types. CHI, EBERHART et PENNY (1969) eurent recours à la pondération pour rendre comparables leurs variances et covariances. Un essai dans ce sens sur nos données tétraploïdes n'a cependant pas donné de résultats cohérents.

GALLAIS (1976b) a discuté une expérience d'effectif important chez Medicago sativa et a soulevé le problème des corrélations entre les coefficients des divers paramètres à estimer. Nous avons déjà rencontré cette difficulté avec la comparaison des niveaux de consanguinité. La précision des estimations de paramètres non indépendants est diminuée. En revanche, ces mêmes corrélations permirent à GALLAIS de dégager quelques composantes principales rendant compte de la quasi-totalité de la variation.

Notre analyse rassemble et compare les données de différentes expériences. Nous l'avons crue justifiée par les conditions uniformes de nos essais et les estimations assez similaires d'erreur qu'ont données les

TABLEAU VI. 19a

ANALYSE DES COVARIANCES ENTRE APPARENTES.

COEFFICIENTS DES PARAMETRES D'ESPERANCE DES CARRES MOYENS ET DES COVARIANCES.

DIPLOIDES

		Ea^2	Es_{ij}^2	Es_{ii}^2	Eas	$(Es_{ii})^2$	Eaa^2	$(Ess)^2$
Carrés moyens								
Diallèle	AGC	11,14	1,71	0	0	0	9,86	0
	ASC	1,14	1,71	0	0	0	4,86	0
manchons		1,00	0,63	0	0	0	2,50	0
diagonaux		5,00	0,63	0,56	3,00	-0,44	12,50	-0,12
diagonaux/AGC		1,00	0	0	0,25	0	0	0
Cr. D.	AGC	2,00	0,38	0	0	0	1,78	0
	ASC	0,50	0,21	0	0	0	0,84	0
ordre 2		0,50	0,29	0	0	0	0,75	0
ordre 3		0,50	0,19	0	0	0	0,75	0
ordre 4		0,50	0,19	0	0	0	0,75	0
F_2	AGC	2,50	0,25	0,08	0,75	-0,05	2,75	0
	ASC	0,50	0,19	0,05	0,25	-0,16	1,75	0
Covariances								
Cr. D./F_2	AGC	0,25	0,16	0	0,03	0	0,16	0
	ASC	0	0,02	0	0	0	0,13	0

TABLEAU VI. 19b

ANALYSE DES COVARIANCES ENTRE APPARENTES

COEFFICIENTS DES PARAMETRES D'ESPERANCE DES CARRES MOYENS ET DES COVARIANCES.

TETRAPLOIDES

	Ea^2	Es_{ij}^2	Es_{ii}^2	Eas	$(Es_{ii})^2$	Eat	Et^2	Esq	Eq^2	(Es)(Eq)	$(Eq)^2$
Carrés moyens Diallèle											
AGC	41,80	25,74	2,49	19,57	- 2,36	37,15	14,23	7,82	2,11	-2,10	-0,38
ASC	1,45	19,55	0,42	1,45	- 0,31	1,29	6,26	0,47	0,48	-0,27	0,02
manchon	1,08	2,42	0,31	1,08	- 0,23	0,96	0,92	0,35	0,10	-0,20	-0,01
diagonaux	17,33	19,68	11,51	27,11	-11,19	31,70	16,14	11,75	1,01	-5,65	-0,51
diagonaux/AGC	4,01	1,73	0,65	3,80	- 0,65	5,78	1,73	1,54	0,21	-0,49	-0,09
Cr. D.											
AGC	7,71	8,09	0,10	1,24	- 0,03	1,71	2,28	0,42	0,27	-0,08	0
ASC	1,71	3,16	0,08	0,57	- 0,02	0,38	1,39	0,13	0,17	0	0
ordre	2,00	3,09	0,09	0,67	- 0,02	0,44	1,26	0,08	0,16	0	0
F_2	3,60	4,63	0,61	2,68	- 0,53	4,26	2,06	1,38	0,13	-0,23	-0,02
Covariances Diallèle/F_2	5,20	7,71	0,35	2,74	- 0,35	5,20	3,85	1,79	0,20	-0,24	-0,03
Diallèle/Cr. D.											
AGC	1,00	0,46	0,01	0,28	- 0,01	0,56	0,09	0,05	0	-0,01	0
ASC	0	0,53	0	0	0	0	0,07	0,01	0	0	0
diagonaux/AGC	2,00	0,35	0,08	1,56	- 0,08	2,22	0,22	0,13	0,01	-0,03	0
Cr. D./F_2											
AGC	2,93	1,00	0,05	1,06	- 0,05	1,95	0,24	0,22	0,01	-0,02	0
ASC	0	0,44	0	0	0	0	0,04	0,08	0	0	0

TABLEAU VI. 20

COVARIANCES ENTRE APPARENTES.

RESULTATS PRINCIPAUX DE L'ANALYSE DE REGRESSION PROGRESSIVE.

DIPLOIDES

	CARACTERE					
	f_5	t_s	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$
FVNE§ Ea_i^2	$0,65^{**}$	$0,69^{**}$	$0,36^{**}$	$0,49^{**}$	$0,58^{**}$	$0,51^{**}$
2ème paramètre dégagé	Es_{ij}^2	Es_{ij}^2	$Ea_i s_{ii}$	$Ea_i s_{ii}$	$Ea_i s_{ii}^{**}$	$(Es_{ii})^{2**}$
3ème paramètre dégagé	$Ea_i s_{ii}$	$Ea_i s_{ii}$	$(Es_{ii})^2$	$(Es_{ii})^2$	$(Es_{ii})^{2*}$	Es_{ii}^2
FVNE§ 3 variables	0,74	0,72	0,39	0,50	0,80	0,79

TETRAPLOIDES

	CARACTERE					
	f_5	t_s	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$
FVNE§ Ea_i^2	$0,49^{**}$	$0,95^{**}$	$0,20^{\emptyset}$	$0,35^{**}$	$0,60^{**}$	$0,79^{**}$
2ème paramètre dégagé	$Et_{ijj}t_{imm}$	$(Eq_{iijj})^{2*}$	$Et_{ijj}t_{imm}$	$(Eq_{iijj})^2$	$(Es_{ii})^{2**}$	$Ea_i t_{ijj}^{**}$
3ème paramètre dégagé	Eq_{ijmn}^2	Es_{ij}^{2**}	$Eq_{ijmm}q_{ijnn}$	$(Es_{ii})^2$	$Es_{ij}q_{ijmm}$	$Et_{ijj}t_{imm}^{**}$
4ème paramètre dégagé	$(Eq_{iijj})^2$	Et_{ijm}^{2**}	$(Eq_{iijj})^2$	$Eq_{ijmm}q_{ijnn}$	Eq_{ijmn}^2	$(Eq_{iijj})^2$
FVNE§ 4 variables	0,53	0,99	0,23	0,60	0,99	0,99

$\emptyset$ significatif au seuil de 10%

* significatif au seuil de 5%

** significatif au seuil de 1%

§ Fraction de la variance non erreur associée à ...

TABLEAU VI. 21

COVARIANCES ENTRE APPARENTES

CORRELATIONS ENTRE LES COEFFICIENTS DES PARAMETRES ET LES OBSERVATIONS

(Carrés moyens et covariances)

DIPLOIDES

CARACTERE

Paramètre	f_5	t_s	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$
Ea_i^2	0,91	0,94	0,50	0,69	0,84	0,77
Es_{ij}^2	0,69	0,65	0,25	0,37	0,54	0,49
Es_{ii}^2	0,44	0,26	0,19	0,22	0,75	0,82
$Ea_i s_{ii}$	0,46	0,29	0,22	0,27	0,76	0,81
$(Es_{ii})^2$	- 0,43	- 0,24	- 0,15	- 0,19	- 0,75	- 0,82
$Eaa_{ii'}^2$	0,86	0,76	0,36	0,50	0,96	0,93
$(Ess_{iii'i'})^2$	- 0,23	- 0,50	- 0,74	- 0,59	- 0,09	- 0,09

TETRAPLOIDES

CARACTERE

Paramètre	f_5	t_s	$f_6 - f_3$	$t_3 - f_3$	$l_5 + l_4$	$l_5 - l_4$
Ea_i^2	0,56	0,95	0,21	0,40	0,73	0,93
Es_{ij}^2	0,47	0,83	0,18	0,32	0,75	0,83
Es_{ii}^2	0,27	0,64	0,03	- 0,06	0,95	0,71
$Ea_i s_{ii}$	0,44	0,89	0,10	0,13	0,98	0,93
$(Es_{ii})^2$	- 0,26	- 0,64	- 0,02	0,07	- 0,94	- 0,70
$Ea_i t_{ijj}$	0,50	0,95	0,12	0,22	0,91	0,98
$Et_{ijj} t_{imm}$	0,45	0,85	0,11	0,19	0,76	0,88
Et_{ijm}^2	0,41	0,78	0,12	0,18	0,86	0,80
$(Eq_{iijj})^2$	- 0,42	- 0,88	- 0,07	- 0,09	- 0,97	- 0,93

analyses. Mais nous avons trouvé chez les diploïdes des covariances négatives entre les AGC des différents ensembles expérimentaux. L'explication la plus simple en étant une forte interaction génotype-milieu, nous avons éliminé de l'analyse ces covariances et leurs espérances. Les espérances retenues sont portées au tableau VI.19.

Les tableaux VI.20 et VI.21 résument les principaux résultats des analyses.

Aux deux niveaux de ploïdie le paramètre d'additivité (Ea_i^2) a eu pour la plupart des caractères la corrélation la plus forte avec les carrés moyens et les covariances. La fraction de la variation non erreur associée à l'additivité est la plus forte pour le nombre de talles (t_s) et la moins forte pour le phyllochrone ($f_6 - f_3$). Une fois l'additivité prise en considération, les paramètres qui ont la plus grande importance en général sont ceux de la consanguinité ($\{Es_{ii}\}^2$, $\{Ess_{iii'i'}\}^2$ chez les diploïdes, $\{Es_{ii}\}^2$, $\{Eq_{iiii}\}^2$ chez les tétraploïdes). Ils ne sont pas cependant souvent significatifs.

La fraction de la variation non erreur expliquée par les trois (diploïdes) ou quatre (tétraploïdes) premiers paramètres dégagés par l'analyse est beaucoup plus importante pour les dimensions des feuilles et pour le tallage que pour les caractères de vitesse de croissance, surtout chez les tétraploïdes. En fait, pour les indices de vitesse de croissance la performance des modèles est médiocre. Il faut supposer que les effets du milieu maternel et les interactions génotype-milieu en sont à l'origine. Ces interactions seraient plus importantes pour la vitesse de croissance que pour les dimensions de la plante, plus fortes chez les tétraploïdes pour les premiers mais n'ayant une importance que chez les diploïdes pour les derniers. La possibilité d'une corrélation entre les effets génétiques et du milieu pour la vitesse de croissance, les génotypes les plus forts sortant plus tôt et donc en un milieu plus favorable , doit être encore envisagée. Cette liaison serait plus forte pour les expériences réalisées plus tard dans l'automne, et peut-être aussi plus forte chez les tétraploïdes, plus lents à se développer. Des effets génétiques de vigueur générale tendraient à établir la même corrélation pour les dimensions des feuilles mais les gènes spécifiques à ces caractères seraient indépendants du milieu, ou même, avec la corrélation positive entre la longueur des feuilles et le phyllochrone, agiraient en sens inverse.

L'incidence d'interactions génotype-milieu a peut-être exagéré l'importance relative de l'additivité dans notre analyse, bien qu'elle aurait réduit sa valeur absolue, si les interactions entre gènes sont plus sensibles au milieu que leurs effets moyens.

Le fait que les paramètres autres que l'additivité ne soient pas significatifs nous prive de la possibilité de discuter l'efficacité des différents modèles.

Les effets d'épistasie ne figurent pas comme significatifs. Mais la corrélation entre les coefficients de l'épistasie additive et de l'additivité simple (0,84 pour chacun des niveaux de ploïdie) est telle qu'avec sa mauvaise précision notre analyse ne dégage pas un effet propre des interactions entre loci. Elle ne prouve pas que de telles interactions n'existent pas, mais indique que l'additivité simple rend mieux compte de la variation de notre matériel. Par la comparaison de moyennes de diverses générations de maïs, STUBER et MOLL (1974) démontrèrent l'existence d'effets d'épistasie, mais ces effets ne furent pas mis en évidence par l'étude des variances. Ignorés, ils étaient une source d'erreur bien moindre que les interactions génotype - milieu.

Bien que les interactions entre deux allèles ne soient pas dégagées comme significatives par l'analyse de régression, leurs corrélations avec les carrés moyens et les covariances sont intéressantes. Aux deux niveaux c'est le paramètre de dominance de la population panmictique (Es_{ij}^2) qui est le plus en corrélation pour les caractères de vitesse de croissance (f_5, $f_6 - f_3$, $t_3 - f_3$) et de tallage (t_s), tandis que pour les dimensions des feuilles ($l_5 + l_4$, $l_5 - l_4$) ce sont les termes associés à la consanguinité ($Ea_i s_{ii}$, Es_{ii}^2) qui prennent une importance.

Notons qu'aux deux niveaux de ploïdie les termes tels que $Ea_i s_{ii}$ sont toujours positifs (ainsi que leurs corrélations simples avec les observations). GALLAIS (1976b) a trouvé ces termes négatifs pour la phase de consanguinité de son expérimentation, positifs (et non significatifs) en croisement. Ces termes, s'ils sont négatifs, peuvent expliquer une réduction de la variation entre lignées avec l'augmentation de la consanguinité. Nos données n'apportent pas de précisions à ce sujet.

Regardant les résultats tétraploïdes, on voit que si les interactions entre trois ou quatre allèles figurent parfois comme significatives, c'est par les termes tels que $Ea_i t_{ijj}$, $Et_{ijj} t_{imm}$, plutôt que $4Et_{ijm}^2$, Eq_{ijmn}^2,

TABLEAU VI. 22

COVARIANCES ENTRE APPARENTES.
ESTIMATIONS DE LA VARIANCE ADDITIVE.
(intervalles de confiance à 5%)

	DIPLOIDE		TETRAPLOIDE		
f_5	1,89	± 0,44	0,42	± 0,26	jours
t_s	0,19	± 0,03	0,08	± 0,01	talles
$f_6 - f_3$	1,25	± 0,76	0,33	± 0,40	jours
$t_3 - f_3$	1,91	± 0,80	0,49	± 0,41	jours
$l_5 + l_4$	2,33	± 0,81	1,46	± 0,73	cm
$l_5 - l_4$	24,86	± 10,74	12,79	± 2,37	mm

les variances trouvées dans une population panmictique. Nous ne pouvons pas en conclure que ces variances sont forcément faibles dans la population panmictique, mais qu'elles ne font pas une partie importante de la variation de notre matériel consanguin.

Bien que nos analyses fournissent des estimations des facteurs Es_{ij}^2, Et_{ijm}^2, Eq_{ijmn}^2, elles ne sont pas intéressantes, et cela pour deux raisons. D'abord leur précision est médiocre. En second lieu ces paramètres sont calculés dans une situation de consanguinité. Supposer qu'ils seraient les mêmes dans une population panmictique est faire abstraction totale de l'épistasie. Or, s'il est assez courant dans l'étude de la génétique quantitative de supposer l'absence d'interactions entre loci, il s'agit normalement d'interactions entre gènes ou combinaisons de gènes. Dans notre cas ce serait supposer que l'état de consanguinité des autres loci n'ait pas d'incidence sur l'action des gènes, ce qui semble moins admissible.

Notre analyse dégage donc la variance additive comme étant le facteur le plus apte à expliquer nos données, et souvent le seul qui soit significatif. Nous avons déjà discuté la réserve qu'il faut attacher à la non-signification des autres facteurs - due peut-être aux interactions génotype-milieu et aux corrélations des coefficients avec ceux des effets simples.

Il n'empêche que dans les limites de sa précision, cette analyse des covariances entre apparentés confirme les observations tirées des autres analyses. Nos expériences mettent en évidence, aux deux niveaux de ploïdie, une variance additive. Parmi les interactions entre gènes, seules celles associées à la consanguinité sont dégagées comme ayant quelque importance.

Malgré la similitude des résultats des deux niveaux de ploïdie, qui est conforme à nos autres résultats, les variances additives estimées sont de deux à quatre fois plus importantes chez les diploïdes que chez les tétraploïdes (tableau VI.22). Même si la précision des estimations n'est pas trop forte, la constance du rapport en regardant les différents caractères semble confirmer un effet réel. Une diminution de la variance additive chez les tétraploïdes est à attendre, nous l'avons vu, selon l'hypothèse la plus simple - équivalence des homozygotes diploïdes et tétraploïdes, avec interactions entre gènes peu importantes. Le fait que les carrés moyens tétraploïdes des analyses de variance soient du même ordre que les diploïdes serait dû à la consanguinité maintenue des familles du diallèle et, à un moindre degré, des croisements doubles.

Cependant, l'état des plantes-mères, les interactions génotype-milieu et la possibilité que la consanguinité déprime l'expression des gènes auraient pu perturber la continuité des effets additifs sur l'ensemble des expériences, surtout chez les tétraploïdes, plus lents à se développer et dont l'appareil génétique n'aurait pas encore eu la possibilité d'évoluer vers une bonne homéostasie.

VI.4. LES ANALYSES DE COVARIANCE ENTRE CARACTERES.

Si les analyses de variance laissent voir des similitudes importantes entre les deux niveaux de ploïdie, ce n'est pas le cas des analyses de covariance entre caractères (tableau VI.23). Les deux caractères, longueur des feuilles (variable Y) et phyllochrone (variable X), ont été trouvés liés lors des travaux que nous avons discutés au chapitre II.4, notamment ceux de COOPER et EDWARDS et de EDWARDS.

D'une part, la vigueur de la plante (qu'elle soit génétique ou due à un milieu favorable) augmentera à la fois la taille des organes et la vitesse de développement, et tendra donc à établir une corrélation négative entre la longueur des feuilles et le phyllochrone. D'autre part, la longueur des feuilles dépend en partie de la durée de leur élongation qui, nous l'avons vu avec notre étude suivie de la croissance des feuilles, est liée au phyllochrone. Donc des effets géniques indépendants de la vigueur tendent à créer une corrélation positive.

Chez les diploïdes cette situation apparaît clairement. En elles-mêmes les corrélations ne sont guère significatives, mais l'évolution en descendant le tableau retient l'attention. Les effets génétiques (seulement les AGC pour le diallèle à partir d'autofécondations) ont toujours des corrélations positives, tandis que celles des effets d'erreur (manchons, manchon x réciproque spécifique pour le même diallèle), où joueraient les effets du milieu, sont négatives.

Il est intéressant de constater qu'à cet égard les facteurs réciproques se présentent comme étant du genre génique. Il se peut donc que l'influence maternelle soit réellement un effet du cytoplasme et non seulement du milieu maternel, un effet d'un bon milieu de départ fourni par la graine. Néanmoins les valeurs des corrélations à la limite de la signification exigent la prudence en proposant cette explication.

TABLEAU VI. 23

ANALYSE DE COVARIANCE DES TROIS EXPERIENCES GENETIQUES

DIPLOIDES

FACTEUR	D.L. C.M.	SPXY*	Réduction S.C.Y.	C.M.Y. ajusté	r
Diallèle à partir des autofécondations					
AGC	6	367,9	3768	586	0,750
ASC	14	- 64,7	330	260	- 0,298
manchon	18	- 11,6	16	76	- 0,109
récip. gén.	6	87,2	1320	241	0,723
récip. sp.	15	40,9	338	179	0,344
r x manchon	16	- 12,3	38	103	- 0,132
Diallèle F_2					
familles	14	118,6	151	276	0,201
erreur	27	- 83,4	223	102	- 0,278
Croisements doubles					
croisements	14	103,2	307	197	0,327
ordre	30	223,9	544	162	0,322
erreur	132	- 37,8	19	59	- 0,049

TETRAPLOIDES

Diallèle à partir des autofécondations					
AGC	6	- 14,5	10	1542	- 0,036
ASC	14	64,0	485	183	0,412
manchon	18	53,8	267	213	0,262
récip. gén.	6	100,9	1608	591	0,594
récip. sp.	14	5,9	8	155	0,063
r x manchon	14	38,9	680	97	0,592
Diallèle F_2					
familles	7	- 176,6	566	246	- 0,527
erreur	21	42,8	52	41	0,244
Croisements doubles					
familles	19	239,4	426	157	0,362
erreur	57	297,5	608	84	0,338

* X = sorties $f_6 - f_3$ Y = longueur $l_5 + l_4$

Chez les tétraploïdes par contre, la situation est beaucoup moins claire. Ni les corrélations, ni leur comparaison, ne semblent significatives. Les tétraploïdes, consanguins et d'origine récente, sont peut-être encore mal équilibrés et le contrôle de leur comportement serait caractérisé par des facteurs de vigueur, confondus à tous les niveaux avec des effets géniques. Les croisements doubles chez lesquels la corrélation des effets de famille est positive sont les moins consanguins des ensembles considérés.

Ce résultat vient donc appuyer la mise en garde que nous avons donnée au sous-chapitre précédent.

VI.5. RELATIONS ENTRE FAMILLES CORRESPONDANTES DES DEUX NIVEAUX DE PLOIDIE.

On peut étudier de deux façons les relations entre croisements analogues. La première est de considérer la ploïdie comme un facteur dans une analyse de variance d'ensemble. L'importance relative des effets principaux dégagés et de leurs interactions avec la ploïdie sert alors comme indication de la continuité des effets génétiques en passant à l'état tétraploïde. Cette analyse factorielle a été employée par KHOSROWCHAHLI (1974), et nous en avons donné le modèle au chapitre III.4.

Une telle analyse est présentée au tableau VI.24 pour le diallèle à partir d'autofécondations. Les carrés moyens "parents", AGC et réciproque générale sont plus importants que ceux de leurs interactions avec la ploïdie, qui sont néanmoins généralement significatifs. Les carrés moyens ASC ne sont pas souvent significatifs, comme c'était déjà le cas des analyses séparées, et leurs interactions n'atteignent jamais le seuil de probabilité de 5 %.

L'analyse dégage donc des effets communs aux deux niveaux qui rendent compte d'une bonne partie de la variation. Mais cette analyse recherche en priorité de tels effets. Les effets sont en plus pondérés en faveur du niveau de ploïdie le plus variable (qui change avec le caractère) et ne nous permettent pas de prévoir le comportement de l'un en fonction de l'autre.

Or, la situation ne se présente pas comme équilibrée - étude de deux populations parentes quelconques. Nous nous intéressons plutôt à une population tétraploïde originaire de la diploïde. Ce sont les modalités de son évolution que nous étudions.

TABLEAU VI. 24

ANALYSE FACTORIELLE DIALLELE, DIPLOIDES ET TETRAPLOIDES ENSEMBLE

		CARRES MOYENS					
FACTEUR	D.L.	$f_5 + f_4$ mm	$f_5 - f_4$ mm	t_s	f_5 jours	$f_6 - f_3$ jours	$t_3 - f_3$ jours
Diagonales	6	2470,6**	176,6**	0,535*	6,325**	3,053*	2,095
Diag. x Pl.	6	1274,5**	116,8**	0,502*	3,378	1,306	2,307
Diag. erreur	12	144,06	19,97	0,116	1,051	0,751	0,869
AGC	6	1434,9**	237,6**	1,873**	13,167**	7,964**	14,711**
ASC	14	369,7*	15,9	0,153	2,122*	0,647	1,150
AGC x Pl.	6	968,1**	23,2	0,366	2,907*	1,603*	2,704
ASC x Pl.	14	99,6	12,9	0,146	1,674	0,863	1,485
manchon	36	144,6	13,9	0,159	0,982	0,541	1,246
récip. gén.	6	472,0*	38,6**	0,128	1,754*	1,458**	2,432**
récip. sp.	15	137,8	9,4	0,034	1,231	0,175	0,577*
r.g. x Pl.	6	708,8**	33,1*	0,037	0,760	0,557*	0,374
r. sp. x Pl.	14	200,5	13,9	0,047	0,712	0,474*	0,741**
récip. x manchon	30	138,0	10,1	0,096	0,661	0,205	0,217

* significatif au seuil de 5%

** significatif au seuil de 1%

TABLEAU VI. 25

ANALYSE DE COVARIANCES ENTRE PLOIDIES.
DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS.

	D.L.	SPXY	Réduction S.C. 4n	C.M. 4n ajusté	F	r
$l_5 + l_4$						
parents	6	3588,29	1446,61	2424,56	< 1	0,3265
AGC	6	1400,42	292,74	1485,07	< 1	0,1948
ASC	15	1890,91	964,36	146,07	6,602 *	0,5803
$l_5 - l_4$						
parents	6	179,320	29,319	126,856 *	< 1	0,2102
AGC	6	643,313	608,961	55,282	11,016 *	0,8293
ASC	15	20,720	2,564	17,967	< 1	0,1042
t_s						
parents	6	0,098	0,004	0,733 **	< 1	0,0321
AGC	6	4,012	2,419	0,670	3,610	0,6476
ASC	15	0,05	0,001	0,128	< 1	0,0246
f_5						
parents	6	8,842	1,832	2,744 **	< 1	0,3433
AGC	6	30,776	14,705	3,466	4,262 Ø	0,6775
ASC	15	3,134	0,228	0,750	< 1	0,1510
$f_6 - f_3$						
parents	6	5,241	1,712	1,679 **	1,020 Ø	0,4115
AGC	6	19,083	10,138	2,268	4,470 Ø	0,6871
ASC	15	- 1,513	0,180	0,636	< 1	-0,1461
$t_3 - f_3$						
parents	6	- 0,638	0,017	0,421 *	< 1	-0,0880
AGC	6	36,021	20,339	4,072	4,995 Ø	0,7069
ASC	15	- 2,345	0,430	1,841	< 1	-0,1341

Ø significatif au seuil de 10%.
* significatif au seuil de 5%.
** significatif au seuil de 1%.

TABLEAU VI. 26

ANALYSE DE COVARIANCES ENTRE PLOIDIES - CROISEMENTS DOUBLES

	D.L.	SPXY	Réduction SC 4n	C.M. 4n ajusté	F	r
$l_5 + l_4$						
AGC	5	252,68	47,78	384,17	<1	0,1736
ASC	9	- 74,51	3,39	63,29	<1	- 0,0816
$l_5 - l_4$						
AGC	5	53,23	6,98	2,85	2,44	0,6161
ASC	9	46,32	19,12	1,51	12,64**	0,7825
t_s						
AGC	5	0,7900	0,3953	0,0597	6,621Ø	0,7896
ASC	9	- 0,2070	0,0247	0,0889	<1	- 0,1833
f_5						
AGC	5	- 8,895	4,534	1,024	4,426	- 0,7248
ASC	9	- 3,645	1,074	3,676	<1	- 0,1877
$f_6 - f_3$						
AGC	5	- 2,636	0,461	5,846	<1	- 0,1391
ASC	9	- 1,755	0,151	3,758	<1	- 0,0707
$t_3 - f_3$						
AGC	5	2,816	1,152	7,904	<1	0,1875
ASC	9	- 0,620	0,025	3,926	<1	- 0,0280
$f_c - f_5$						
AGC	5	1,281	4,556	0,0214	212,897**	0,9907
ASC	9	- 0,093	0,005	0,1935	<1	0,0550

Ø significatif au seuil de 10%

** significatif au seuil de 1%

L'approche la mieux adaptée à répondre à ces préoccupations est l'analyse de covariance (tableaux VI.25 et VI.26). Cette analyse permet de calculer la part de la variation tétraploïde expliquée par le comportement diploïde (réduction de la somme des carrés tétraploïde, S.C.4_n, due à la régression), et le carré moyen résiduel dû aux effets particuliers à l'état tétraploïde (C.M.4_n ajusté).

Les éléments diagonaux ("parents") du diallèle ne manifestent pas de régression significative. Le faible nombre de degrés de liberté en est peut-être un peu responsable, mais les corrélations sont de toute façon faibles. Ce résultat est à rapprocher des faibles corrélations chez les tétraploïdes entre ces éléments et les AGC. Des réactions spécifiques à la consanguinité, en interaction avec la ploïdie, et la faible vigueur qui ne permettrait pas une bonne expression des gènes, peuvent être à l'origine de cette non-corrélation. Nous avons déjà eu l'occasion d'évoquer cet effet proposé de la consanguinité.

Pour les carrés moyens de l'AGC du diallèle, la régression sur les diploïdes approche ou atteint la signification pour tous les caractères sauf la longueur des feuilles. Plus de 40 %, et jusqu'à 69 %, de la somme des carrés est expliquée par la régression. Les corrélations entre niveaux de ploïdie sont généralement insignifiantes pour les ASC. En effet les carrés moyens eux-mêmes ne sont pas significatifs (tableau VI.10a,b). La longueur des feuilles est le caractère pour lequel le rapport entre les carrés moyens AGC et ASC est le moindre.

La même remarque vaut pour la moindre signification des corrélations chez les croisements doubles où, rappelons-le, les carrés moyens de l'AGC et de l'ASC sont confondus avec les interactions entre trois et quatre parents. C'est pour les AGC de la date de sortie de la feuille 5 des croisements doubles que nous trouvons la seule corrélation négative qui approche de la signification. Parmi tant de calculs ce résultat unique peut être dû au hasard.

Malgré les corrélations significatives, les carrés moyens ajustés restent significatifs là où ils l'étaient déjà, quoiqu'ils reviennent parfois du seuil de 1 % à celui de 5 %.

Les corrélations à 19 degrés de liberté sont toutes insignifiantes pour les effets réciproques (général et spécifique réunis) même pour la longueur des feuilles où ces effets sont significatifs aux deux niveaux. La variabilité tétraploïde attribuable aux effets déjà présents chez les

diploïdes ne dépasse 11 % pour aucun des six caractères. Cette analyse nous donne donc une idée des effets réciproques différente de celle tirée de l'analyse factorielle de l'ensemble qui dégage des effets réciproques communs aux deux niveaux de ploïdie.

Peut-on tirer une conclusion de cette non association des effets réciproques, pourtant significatifs pour la longueur des feuilles aux deux niveaux ? La corrélation pour les AGC étant elle aussi non significative pour ce caractère, une discussion trop détaillée est hasardeuse. Nous avons déjà remarqué la corrélation négative chez les diploïdes entre les effets réciproques de la longueur des feuilles et de la vitesse de leur apparition, et nous avons constaté qu'elle concorde mieux avec une influence réelle du cytoplasme qu'avec un effet de vigueur apportée par la plante-mère. On peut bien concevoir que le doublement des chromosomes, avec un bouleversement des rapports noyau/cytoplasme, ait pu modifier les effets cytoplasmiques, mais cette incidence ne serait pas forcément plus importante que sur les effets proprement génétiques. Notons aussi que la plante-mère, qui, selon l'autre hypothèse d'un simple apport du milieu maternel laisserait des effets de vigueur par les graines qu'elle porte, est dans notre cas consanguine. L'absence totale de corrélations entre niveaux pour les éléments diagonaux du diallèle serait à rapprocher de cette même absence pour les effets réciproques. Nous pouvons donc bien expliquer les résultats, ou en fonction d'un effet des graines, ou en fonction d'effets cytoplasmiques.

Les analyses de covariance que nous avons pu réaliser sur les données de LUNDQVIST (1966) (tableau VI.17) révèlent une situation analogue, avec des coefficients de corrélation plus importants pour les AGC que pour les ASC. KHOSROWCHAHLI (1974) conclut à une continuité essentielle des AGC en passant au niveau tétraploïde mais à des relations assez aléatoires au niveau des ASC. En revanche, à partir des données de DEWEY (1969) nous avons pu calculer des corrélations interploïdie pour un seul caractère (le rendement d'herbe) plus importantes pour les clones (0,71, 5 degrés de liberté) et les descendances d'autofécondation (0,81) que pour les descendances de fécondation libre (0,38). Mais tandis que les fécondations libres chez les diploïdes se sont réalisées en pépinière entre matériel comparable, les tétraploïdes artificiels furent fécondés par des plantes d'une espèce parente naturellement tétraploïde. Des interactions auraient pu donc détruire la corrélation.

Les expériences de LUNDQVIST et de KHOSROWCHAHLI étant plus comparables aux nôtres il nous semble que leur accord avec nos résultats est plus significatif que la contradiction de DEWEY sur ce point.

VI.6. L'EXPERIENCE DE SELECTION.

HILL (1971) a montré que pour le cas de biallélisme, à coefficient égal de sélection, la réponse à la sélection, en déplacement de la fréquence allélique, serait moins importante chez une population tétraploïde que diploïde quel que soit le système de dominance.

Nous ne pouvons pas saisir la fréquence allélique, ni l'incidence sur elle de la sélection. Notre critère de l'efficacité de la sélection sera celui du sélectionneur - le déplacement de la moyenne de la population.

Les moyennes des trois groupes de sélection - rapide, lent, témoin - pour les deux niveaux de ploïdie sont portées au tableau VI.27. Les analyses de variance sont portées au tableau VI.28. Les populations d'origine sont décrites au tableau VI.29.

Il y a eu une réponse symétrique à la sélection, sensiblement égale pour les deux niveaux. La sélection a pu créer le groupe rapide tétraploïde dont le phyllochrone est moins long que celui du groupe lent diploïde. Si les écarts entre les groupes rapide et lent diffèrent entre niveaux c'est en faveur des tétraploïdes. Le carré moyen des familles (à l'intérieur des sens de sélection) est lui aussi peu changé, légèrement inférieur chez les tétraploïdes pour tous les caractères observés.

Aucun des autres caractères mesurés (longueur des feuilles, nombre de talles à stade égal, durée d'élongation d'une feuille) n'a été influencé de façon significative selon nos tests d'analyse de variance. La puissance des tests n'est pas grande car le carré moyen des familles n'a que 9 degrés de liberté. Un effet est pourtant mis en évidence pour certains caractères si le carré moyen des sens de sélection (à 2 degrés de liberté) est divisé en une régression sur les valeurs -1, 0, 1 (c'est-à-dire sur la supposition d'une réponse symétrique), et une déviation par rapport à cette régression (tableau VI.28).

Examinant de plus près ces résultats, le nombre de talles à stade égal a été changé de la même manière aux deux niveaux de ploïdie, des talles plus nombreuses étant trouvées chez les familles à phyllochrone plus long. Or, l'évolution de la température et de la lumière pendant le déroulement de l'essai (à l'automne) aurait eu tendance à provoquer l'effet inverse. Il faut conclure que la vitesse de tallage n'est qu'en partie fonction de la disponibilité des lieux et qu'elle a un certain rythme propre. Une augmentation

TABLEAU VI. 27

MOYENNES DES FAMILLES ISSUES DE LA SELECTION

	CARACTERE			
	$f_6 - f_3$ § (jours)	$l_5 + l_4$ (mm)	t_s	$f_c - f_5$ (jours)
DIPLOIDE				
Sens de sélection				
Rapide	21,52	176,48	4,75	14,20
Témoin	23,92	172,77	4,85	15,63
Lent	25,19	179,04	5,33	15,90
TETRAPLOIDE				
Sens de sélection				
Rapide	24,90	199,5	4,58	16,58
Témoin	26,73	206,4	4,77	17,15
Lent	29,04	215,5	5,15	17,79

§ caractère sélectionné

TABLEAU VI. 28

ANALYSE DE VARIANCE DE L'EXPERIENCE DE SELECTION

CARRE MOYEN

	D.L.	$f_6 - f_3$ (jours)	$l_5 + l_4$ (mm)	t_s		$f_c - f_5$ (jours)	
DIPLOIDE							
Sens.	2	166,40	477,13	4,646		39,42	
Rég.	1	323,25*	157,29	8,157		68,95	
Résidu	1	9,54	796,98	1,135		9,90	
Familles	9	47,33**	2419,84**	3,285*		12,56*	
Erreur	33	9,67	722,13	1,111		4,47	
TETRAPLOIDE							
Sens.	2	207,17*	3074,08	3,937		17,55*	
Rég.	1	412,54**	6113,32	7,607*		35,08**	
Résidu	1	1,80	34,85	0,267		0,02	
Familles	9	36,23*	1673,36	2,292	1,412	7,58	4,7
Erreur	33	15,92	660,79	1,172		3,94	

TABLEAU VI. 29

LES PARAMETRES DES POPULATIONS ORIGINALES DE LA SELECTION

Phyllochrone $f_5 - f_3$ (jours)

	Variance	Moyenne	Moyenne des sélectionnées rapides	Moyenne des sélectionnées lentes
Diploide	0,801	7,9	6,6	9,4
Tetraploide	0,980	8,8	7,1	10,5

TABLEAU VI. 30

EXPERIENCE DE SELECTION : ANALYSE DE COVARIANCE
DU PHYLLOCHRONE ET LA LONGUEUR DES FEUILLES

	D.L.	S.C. Phyllochrone	S.C. Long.	ΣXY	Réduction S.C. Long. feuilles	C.M. ajusté Long. feuilles	r
DIPLOIDES							
Sens	2	332,79	954,26	135,69	55,32	898,93	0,241
Famille	9	425,96	21778,54	1595,73	5977,94	1975,08	0,524
Erreur	33	319,14	23830,36	1213,08	4611,07**	600,60	0,440
Erreur intra-parcellaire	96	533,33	34000,00	305,66	175,18	356,05	0,072
TETRAPLOIDES							
Sens	2	414,35	6148,17	1596,00	6147,54**	0,626	0,9999
Famille	9	326,04	15060,25	- 377,17	436,31	1827,99	- 0,170
Erreur	33	525,44	21806,19	- 288,47	158,4	676,49	- 0,085
Erreur intra-parcellaire	96	650,00	50324,00	- 1566,00	3772,86**	490,01	- 0,274

** significatif au seuil de 1%

de la vitesse d'apparition des feuilles n'est pas entièrement suivie par la formation de talles, et à nombre de feuilles égal les talles sont moins nombreuses.

Chez les tétraploïdes, la longueur des feuilles est en corrélation positive avec le phyllochrone (tableau VI.30) pour le sens de sélection, mais négative pour les autres facteurs. Or, lors de l'analyse des expériences génétiques nous avons attendu une telle situation et l'avons trouvée chez les diploïdes, mais pas chez les tétraploïdes. Nous avons proposé comme explication l'importance de facteurs de vigueur chez les tétraploïdes, consanguins et d'origine récente. Les familles maintenant en cause ne sont pas consanguines, et sont de la génération C_4. Notre hypothèse semble soutenue par ces données.

Par contre, il n'y a pas de corrélation entre ces caractères pour le sens de sélection chez les diploïdes. Les feuilles sont bien plus longues chez les familles à phyllochrone long, mais dans le groupe rapide aussi elles sont plus longues que pour le témoin. Un résultat semblable fut trouvé chez une des populations étudiées par EDWARDS (1967b). L'évolution du temps n'en est pas une explication justifiée, étant donnés les résultats pour le groupe lent et chez les tétraploïdes. Dans ce cas, le phyllochrone moins long a dû être compensé par une élongation plus rapide des feuilles.

Les tableaux VI.27 et VI.29 montrent que les populations de départ et les descendances sélectionnées furent très similaires pour les deux niveaux de ploïdie. Nous ne pouvons pas calculer directement l'héritabilité réalisée car la population de départ ne fut pas comparée avec les familles issues de la sélection dans le même essai et nous n'avons pas d'indice de la variance, bien plus importante, qu'elle aurait eue dans la deuxième année. Les coefficients de sélection et les réponses sont donc mesurés sur des échelles différentes.

Si nous supposons que la variance est proportionnelle à la moyenne nous pouvons corriger les calculs. La régression des descendances sur leurs parents (par groupes), qui est un estimateur de l'héritabilité, est de 0,75 pour les diploïdes et de 0,70 pour les tétraploïdes. Avec précaution, nous prendrons ces chiffres comme base de discussion.

Lors des autres expériences décrites nous avons remarqué des comportements tétraploïde et diploïde très similaires, mais nous avons vu que, exprimée en paramètres génétiques, cette similitude représentait une variance

additive deux fois grande chez les tétraploïdes. La réponse à la sélection, presque identique pour les deux niveaux, est donc un point de désaccord.

Compte tenu du manque de précision, ces valeurs estimées sont du même ordre que celles trouvées pour Lolium par EDWARDS et COOPER (1963). A part le désaccord déjà noté, elles confirment les conclusions de nos autres expériences. La plus grande partie de la variation des populations est additive et donc directement héritable et cela chez les tétraploïdes comme chez les diploïdes. Le gain d'une seule génération de sélection est gonflé par la variance d'épistasie, et chez les seuls tétraploïdes, par la variance de dominance. Cet apport des variances non additives sera perdu dans d'éventuelles générations de multiplication (voir GALLAIS, 1975 ; WRIGHT, 1975). Mais il ne doit pas être important dans notre cas.

Ce résultat a un intérêt particulier chez les tétraploïdes car nos autres expériences ont porté sur un matériel très peu évolué et d'une structure génétique très particulière. L'expérience de sélection qui en confirme les conclusions fut réalisée sur un matériel qui ressemble beaucoup mieux à une éventuelle variété. Spécifiquement, il est intéressant que nos conclusions concernant l'importance de la variabilité additive n'aient pas été faussées par la consanguinité du matériel. Le sélectionneur peut commencer son travail d'évaluation sur les premières générations tétraploïdes.

Si HILL a établi que la réponse en fréquences alléliques sera sensiblement plus lente chez les tétraploïdes, et si nos résultats montrent une réponse phénotypique presque identique, nous sommes amené à en conclure que le même effet phénotypique découle d'un changement moins important au niveau des gènes. Dans cette heureuse situation une sélection poursuivie et intense devrait être possible pour une plus longue durée sans entraîner des pertes de variabilité ou des perturbations d'homéostasie.

De telles conclusions seraient cependant prématurées après une seule génération de sélection.

VI.7. L'ESSAI AU CHAMP.

Pour comparer les résultats obtenus sur les caractères de plantules avec la situation d'intérêt agronomique plus directe, nous examinerons les données obtenues en microparcelles au champ par P. MANSAT (tableau VI.31).

TABLEAU VI. 31

ANALYSE DE VARIANCE ET COVARIANCE DIALLELE
DE L'ESSAI EN MICROPARCELLES AU CHAMP
Données de P. MANSAT

	D.L.	Carré moyen 2n	Carré moyen 4n	Produit moyen	Réduction S.C. 4n	Carré moyen 4n ajusté	r
Rendement A_1							
AGC	5	5488,2**	22353,5**	4370,1	17398,94	23592,24	0,395
ASC	9	3688,1*	5706,2**	1721,0	7236,13	5514,96	0,375
Récip. gén.	5	2897,3	2513,5	- 215,4	430,66	3819,1	-0,089
Récip. sp.	10	975,4	4133,1				
Erreur	145	1745,5	1867,3	8,1	-	-	0,004
Rendement A_2							
AGC	5	56697,7**	13044,1**	19260,4	32712,76	8126,9	0,708
ASC	9	5750,7*	14305,0**	735,35	846,27	15987,34	0,081
Récip. gén.	5	6736,4*	7317,8*	-1825,4	10493,39	6188,07	-0,329
Récip. sp.	10	3777,0	6053,7				
Erreur	145	2871,9	3043,7	- 237,6	-	-	-0,080
Hauteur des épis							
AGC	5	114,17**	85,42*	66,31	192,56	58,64	0,671
ASC	9	90,56**	21,5	1,57	0,24	24,16	0,036
Récip. gén.	5	12,08	45,8	- 1,71	1,52	36,46	-0,054
Récip. sp.	10	37,08	28,3				
Erreur	29	29,44	24,9	3,93	-	-	0,145
Nombre d'épis							
AGC	5	645,16**	689,95**	307,85	734,48	678,82	0,461
ASC	9	26,86	580,9**	- 20,70	143,57	635,57	-0,166
Récip. gén.	5	52,99	21,5	8,29	-	-	0,017
Récip. sp.	10	30,98	32,1				
Erreur	87	84,77	28,9	- 5,035	-	-	-0,102

Nous retrouvons à quelque chose près les mêmes résultats que pour nos autres essais. Ce diallèle fut construit à partir des clones mêmes qui avaient été traités à la colchicine.

Le carré moyen de l'AGC est augmenté chez les tétraploïdes par rapport aux diploïdes pour le rendement en A_1 (première année normale d'exploitation), est diminué en A_2 et est du même niveau pour le nombre et pour la hauteur des épis. Le carré moyen de l'ASC, généralement bien moindre, atteint plus souvent que pour nos autres essais les seuils de signification, et semble être relativement plus important chez les tétraploïdes, quoique ce ne soit pas le cas pour la hauteur des épis. Nous avons déjà noté notre surprise devant la moyenne diminuée chez les tétraploïdes pour ce dernier caractère. Il n'y a pas d'effet général de la ploïdie sur les effets réciproques, ou sur l'importance de l'erreur.

Les analyses de covariance suggèrent encore que les AGC des génotypes diploïdes se maintiennent mieux au niveau tétraploïde que les ASC. L'inconvénient majeur du système de croisement diallèle - trop peu de degrés de liberté attachés au facteur le plus intéressant - est plus que jamais ressenti lors de ces analyses de covariance.

L'intérêt de ces résultats et leur similitude avec ceux recueuillis sur des générations ultérieures laissent penser que l'évaluation génétique pourrait commencer dès la première génération tétraploïde en croisant les clones traités. Rappelons seulement qu'il a fallu un travail important au microscope pour épurer le dispositif des familles comprenant des individus diploïdes.

Que les caractères d'adulte et de plantule manifestent la même structure de variance génétique n'est pas surprenant en l'absence de sélection artificielle et lorsque les caractères en question ne subissent pas trop de sélection naturelle. DARLINGTON et MATHER (1941) et BREESE et MATHER (1960) parmi d'autres ont montré comment la structure génétique est fonction de l'histoire de la population. Les interactions entre gènes (allèles ou non) permettent de maintenir une variation génétique au travers de générations sexuées. Elles n'ont pas ce rôle pour une espèce qui se maintient surtout de façon végétative. Le cumul avec l'âge de la plante d'occasions d'intervenir de beaucoup de gènes permet peut-être une importance accrue des interactions pour les caractères adultes, surtout chez les tétraploïdes. Les aspects principaux de la génétique sont cependant évidents dès le début de la vie autonome de la plante.

VI.8. DISCUSSION DES RESULTATS GENETIQUES.

Nous avons déjà fait des remarques sur nos divers éléments expérimentaux en les rapprochant les uns des autres et des travaux d'autres auteurs. Il s'agit ici d'une réflexion plus générale.

A partir des analyses de variance et de covariance nous constatons chez les tétraploïdes une variation de l'AGC dont une grande partie vient des diploïdes. Il reste néanmoins une partie significative indépendante, avec des effets de l'ASC et réciproques parfois significatifs et généralement indépendants des diploïdes, et un effet plus important de l'échantillonnage des familles (effets "manchons", "manchons x réciproques"). Dans la mesure où on peut en juger, l'erreur (l'interaction famille x bloc) est similaire aux deux niveaux. Moins précises, les expériences des croisements doubles et F_2 soutiennent les conclusions tirées du diallèle à partir des autofécondations.

Compte tenu des différences d'espèce et de structure expérimentale, les données de LUNDQVIST, de DEWEY et de KHOSROWCHAHLI se prêtent à la même interprétation : une continuité importante des effets majeurs des gènes lors du passage à l'état tétraploïde.

En général les effets réciproques se sont montrés moins importants que ceux observés chez les Lolium spp par BREESE et ses collaborateurs dont nous avons résumé les travaux au chapitre II.4. Les plantes étudiées par eux avaient été prises dans des vieux prés et des cytotypes adaptés se seraient constitués. Notre matériel était passé par des générations sexuées lors de la création et la multiplication variétales. La comparaison de générations différentes a été faussée par l'influence des différences d'état des plantes-mères, mais à l'intérieur des expériences, diverses indications ont suggéré que les effets mis en évidence relèvent plutôt du cytoplasme que du milieu maternel. Le caractère le plus susceptible d'être influencé par le milieu maternel, la date de sortie de la cinquième feuille, n'a pas été plus influencé que les autres, et les covariances entre caractères pour les effets réciproques ressemblaient aux effets de gènes particuliers plutôt que de vigueur générale.

Nous avons vu que les carrés moyens de l'AGC et de l'ASC du même ordre de grandeur aux deux niveaux de ploïdie ne représentent pas tout à fait la même chose, car chez les tétraploïdes il intervient des interactions multialléliques dans les ASC et une partie de la dominance dans les AGC. Surtout, l'effet de la consanguinité qui augmente le coefficient de la variance

additive dans l'espérance du carré moyen de l'AGC est plus important au niveau tétraploïde. Ainsi nos estimations de la variance additive sont moins grandes chez les tétraploïdes que chez les diploïdes.

Par contre, la sélection massale à partir de populations similaires a eu la même efficacité aux deux niveaux de ploïdie.

Les explications de cette contradiction qu'on peut proposer sont de deux sortes.

L'estimation des variances génétiques additives a reposé sur la comparaison d'expériences qui différaient par l'état des graines semées comme par les conditions climatiques. Dans la mesure où l'homéostasie était perturbée chez les tétraploïdes d'origine récente, il est possible que ce soit chez eux que l'importance d'effets génétiques communs à toutes les expériences ait été le plus sous-estimée.

La deuxième considération est la possibilité d'une évolution du matériel. Au niveau le plus simple, la population servant de base pour la sélection n'était plus guère consanguine, tandis que l'ensemble des autres expériences comprenait des éléments qui l'étaient. A plusieurs reprises nous avons eu l'occasion d'évoquer la possibilité d'un effet de la consanguinité sur l'expression différentielle des gènes. Nous avons noté le peu de variation des éléments diagonaux du diallèle, leur faible corrélation avec les AGC et leur faible continuité entre les niveaux de ploïdie. Les données de LUNDQVIST (1966) montrent peu de variabilité entre lignées, surtout pour les tétraploïdes. L'existence d'une plante vivante, même peu vigoureuse, suppose des gènes actifs, mais il est possible qu'une pauvreté d'allèles, ou un manque de contraste de linkats, ne permette pas l'extériorisation d'actions particulières. La présence dans un linkat de points faibles, non masqués par l'hétérozygotie, pourrait empêcher l'expression de l'ensemble. La possibilité de telles interactions biologiques n'est pas éliminée par la faiblesse de la variance non additive statistique que nous avons observée.

Mais il peut y avoir eu en quatre générations de multiplication après la création de matériel tétraploïde neuf, une évolution de l'action même des gènes. Nous avons suggéré des effets de vigueur générale chez les tétraploïdes, moins importants dans les générations avancées. La sélection naturelle, avec l'élimination peut-être de certains allèles, ou plus probablement leur remaniement en linkats neufs, une évolution aussi du cytoplasme et de ses incidences sur le noyau, auraient permis la reconstitution d'une homéostasie

et créé un milieu génétique et cellulaire qui remette en valeur la variance additive.

Ce ne sont que des hypothèses. Une expérimentation beaucoup plus importante serait nécessaire pour juger de leur valeur.

Ce qui est remarquable est qu'à maints points de vue, les deux niveaux de ploïdie soient si similaires, et qu'ils le soient encore plus quand les tétraploïdes ont eu le temps de se stabiliser.

Au chapitre II.4 nous avons vu que les espèces naturellement polyploïdes aussi de graminées fourragères pérennes (Dactylis glomerata, Bromus inermis) ont un contrôle génétique similaire à celui des espèces comparables diploïdes.

Ces similitudes nous amènent à continuer notre réflexion sur l'action des gènes. Une incidence importante de la ploïdie sur la génétique d'une espèce est généralement admise. DEMARLY (1970) en donne une discussion en termes d'action des gènes au niveau cellulaire.

Nous avons recherché pour des modèles simples des situations où la variance tétraploïde dépasserait celle de l'état diploïde. Cela arriverait en particulier quand il y a une forte fréquence de l'allèle récessif ou un système de dominance où le simplex se comporte comme le nulliplex, pour le cas biallélique, ou un avantage important des génotypes tri et tétragéniques pour le cas multiallélique. Ces solutions supposent l'existence d'interactions entre allèles.

Chez les diploïdes, le carré moyen de l'aptitude générale à la combinaison d'une analyse diallèle est fonction des variances additive et de dominance, tandis que le carré moyen de l'aptitude spécifique est uniquement fonction de celle-ci.

Que les carrés moyens de l'ASC ne soient pas significatifs cependant n'élimine pas la possibilité d'interactions intralléliques. A part le problème de la puissance des tests, nous avons remarqué lors de nos études théoriques que même en présence d'interactions intralléliques d'ordre élevé essentielles au système, les variances additive et de dominance restent les plus importantes. En plus, nos analyses de variance n'excluent pas des effets de l'ASC. Simplement, elles ne les mettent pas en évidence et montrent la

TABLEAU VI. 32a

VALEURS ESTIMEES DES STRUCTURES GENETIQUES DIPLOIDES
ET TETRAPLOIDES DE SECALE CEREALE
Extrait de LUNDQVIST (1966) (les tableaux 4 et 22 de son texte)

	Hauteur des plantes	Diamètre de la paille	Nombre d'épillets	% de grainage *	Poids des graines	Rendement en graines
DIPLOIDES						
Homozygotes	100	100	100	100	100	100
Hétérozygotes	137	120	141	126	131	132
TETRAPLOIDES						
Homozygotes	100	100	100	100	100	100
Simplex	144	121	132	147	170	391
Duplex	149	124	128	148	185	421
Trigénique	158	127	135	157	204	521
Tétragénique	167	133	150	166	226	697

* Transformation angulaire

TABLEAU VI. 32b

COMPARAISONS ENTRE PLOIDIES

	Hauteur des plantes	Diamètre de la paille	Nombre d'épillets	% de grainage	Poids des graines	Rendement en graines
2n AA	123,7	4,20	30,9	66,7	21,7	0,96
4n AAAA	102,8	4,47	27,4	27,7	18,9	0,33
2n AB	169,8	5,05	43,5	87,0	28,1	2,20
4n ABCD	171,7	5,93	41,2	63,3	42,7	2,30

variance de l'AGC beaucoup plus importante. En fait nous savons que la variabilité n'est pas due à l'additivité seule car nous avons démontré un effet important de la consanguinité.

Nous n'avons pas donc à abandonner nos réflexions théoriques faute d'interactions entre allèles.

Une variété à base génétique large mais d'origine homogène, qui ne semble pas avoir subi beaucoup de sélection artificielle, ressemble à une population naturelle. Dans de telles populations, une prédominance d'allèles récessifs n'est peut-être pas probable car la sélection naturelle tendrait à rendre les allèles favorables à la fois fréquents et dominants. Mais en conditions de concurrence un biallélisme à dominance simple, avec une valeur sélective en fonction inverse de la fréquence du génotype, rendrait l'allèle récessif plus fréquent. La tétraploïdisation imposerait dans ce cas la recherche d'un nouvel équilibre.

Une dominance incomplète au niveau tétraploïde est vraisemblable, pour le cas biallélique. Nous avons discuté le fait que, les gènes étant groupés en linkats, nous ne pouvons pas nous satisfaire de cette hypothèse, mais dans le cas multiallélique on peut concevoir un degré de dominance de l'allèle le plus représenté dans les génotypes simplex et trigéniques, ce qui aurait probablement un effet similaire.

Que savons nous de l'avantage des génotypes tri et tétragéniques ? BUSBICE et WILSIE (1966) y firent appel pour expliquer la forte perte de vigueur observée lorsqu'une espèce tétraploïde subit une consanguinité. Nos données ne confirment pas cette conclusion et se rapprochent plutôt de celles de DEWEY. Nous avons en plus déjà discuté la possibilité que d'éventuelles interactions favorables entre plus que deux allèles n'évolueraient qu'après plusieurs générations à l'état polyploïde. Cependant, LUNDQVIST a pu estimer les valeurs des différentes structures génétiques chez les diploïdes et tétraploïdes isogéniques du seigle et ses résultats font état d'avantages importants des zygotes multigéniques (tableau VI.32).

Mais la question qui demeure est de savoir pourquoi, par ces mécanismes ou autres, nous trouvons chez les tétraploïdes la même prépondérance des effets additifs observée chez les diploïdes, et même une variance d'un niveau absolu similaire. Le changement radical qu'est la tétraploïdisation

n'est pas traduit de façon marquante au niveau de la variance de la population. Nous avons été amené à examiner les différences entre les niveaux de ploïdie pour en expliquer les similitudes. La richesse structurelle des tétraploïdes semble compenser la dilution de l'influence individuelle des gènes.

Il faudrait d'autres travaux pour préciser si cette compensation est toujours aussi bonne. Dans le cas où nos observations seraient confirmées, nous pourrions penser à des explications en termes d'une régulation des gènes, en interaction avec le cytoplasme, pour maintenir une variation génétique qui convienne à l'espèce dans son milieu.

CONCLUSION

-:-:-:-:-:-

Avant de souligner les résultats d'intérêt particulier de cette étude et d'en tirer des conclusions il convient de rappeler les questions que nous nous sommes posé et les causes d'incertitude dont nous n'avons pas pu épurer nos données.

Le sélectionneur qui aborde un programme de tétraploïdisation artificielle cherche, soit à profiter des effets directs sur la plante de l'état tétraploïde, soit à élargir la gamme de variabilité de son matériel ou d'en changer la distribution. La création de tétraploïdes étant un travail lourd, on doit chercher à doubler les génotypes diploïdes les plus aptes à contribuer aux progrès escomptés. Par l'étude d'un matériel isogénique nous avons cherché à savoir les effets directs sur la plante du niveau de ploïdie, la possibilité de prévoir le comportement tétraploïde à partir des géniteurs diploïdes et l'influence de la ploïdie sur la structure de la variation génétique.

L'interprétation de nos données exige la prudence, d'abord parce qu'elles reposent sur un échantillon très limité de l'espèce et même de la variété étudiées. Cet échantillon n'est même pas aléatoire car nos clones de départ sont ceux qui ont survécu au traitement à la colchicine. Mais là notre position n'est pas du tout étrangère à celle du sélectionneur.

Notre système d'essai soulève deux problèmes. Les caractères de plantules que nous avons étudiés risquent d'être influencés par l'état de la graine semée et donc de la plante-mère. Si l'étude des croisements réciproques n'a pas démontré d'effets maternels trop importants à l'intérieur des expériences où l'état des plantes-mères a été uniforme, de tels effets ont certainement faussé la comparaison des niveaux de consanguinité pour les moyennes, et peut-être aussi pour les variances. En second lieu, l'expérimentation à l'extérieur en septembre-octobre a probablement créé une corrélation entre les effets génétiques et les effets du milieu. Pour une expérience donnée, les effets renforcés peuvent être tous assimilés à la variation génétique et donc là aussi, ce n'est que la comparaison entre expériences qui est mise en question.

Nos études morphologiques ont retrouvé chez ce matériel isogénique les effets de tétraploïdisation signalés par de nombreux auteurs. Les organes

végétaux sont plus gros mais plus lents à se développer. La teneur en matière sèche est abaissée. Au champ, l'essai de P. MANSAT a démontré qu'une amélioration moyenne immédiate du rendement n'est pas à attendre chez cette espèce. L'épiaison semble être retardée d'une semaine environ. Nous n'avons pas étudié d'autres caractères d'intérêt agronomique, tels que la fertilité ou la résistance aux maladies.

Néanmoins il y a une variabilité importante parmi les tétraploïdes, et c'est cela qui doit retenir l'attention du sélectionneur.

Regardant les plantes de plus près, nous avons démontré que le développement des feuilles est un processus ordonné, et que cet ordre n'est pas rompu chez les tétraploïdes. L'analyse de l'évolution du poids sec, du nombre de feuilles et de talles nous a amené à affirmer que les différences de développement entre les niveaux de ploïdie sont compréhensibles en termes de l'échelle de temps.

Les comptages chromosomiques que nous avons eus à faire nous ont permis de constater que le taux d'aneuploïdie parmi les tétraploïdes est moindre que celui constaté chez d'autres espèces et qu'il diminue au fur des générations.

Les expériences génétiques ont mis en évidence une importante variance additive aux deux niveaux de ploïdie, amoindrie dans les premières générations chez les tétraploïdes, mais rétablie et permettant une réponse intéressante à la sélection massale. Il y a continuité importante des effets additifs que nous avons pu découvrir par la régression des résultats tétraploïdes sur ceux des familles analogues diploïdes. Un résidu significatif de la variance tétraploïde est indépendant des diploïdes.

La variance non additive, moins importante, est plus perturbée par les différences (milieu, structure génétique) entre expériences et est indépendante pour les niveaux de ploïdie. Les effets réciproques aussi sont changés par la tétraploïdisation et de toute façon sont plutôt faibles.

Quelles sont donc les consignes que le sélectionneur peut tirer de ces résultats ?

Tout d'abord il nous semble vain d'espérer un gain immédiat et moyen pour le rendement ou pour la vigueur. Il y aurait peut-être des améliorations

pour les caractères tels que la résistance aux maladies ou au froid, mais les résultats publiés sont contradictoires. L'intérêt de la tétraploïdisation est de créer une nouvelle population à partir de laquelle on peut sélectionner.

La réduction du taux d'aneuploïdie laisse espérer une amélioration de la fertilité, quoique la méiose irrégulière ne soit pas supposée la seule cause de stérilité chez les tétraploïdes. Dans nos conditions artificielles la production de graines chez les tétraploïdes n'a pas posé de problèmes particuliers.

Le problème de descendances mixoploïdes rend difficile la comparaison de familles C_1 mais la sélection suivie d'un contrôle cytologique des meilleurs individus peut être intéressante (WIT, 1954) et un plan de croisement pour créer des expériences génétiques à la génération F_2 donnera une idée assez bonne de la variation à attendre chez la population panmictique éventuelle.

Que l'essai au champ ait trouvé justes les conclusions tirées lors d'expériences effectuées sur plantules en caissettes confirme l'intérêt de ces études. Elles permettent au sélectionneur de savoir si son matériel comprend une variabilité intéressante.

Une sélection avant le doublement est utile, mais le nombre de plantes traitées doit rester assez grand pour créer la variabilité nécessaire à un programme de création de variétés. Si la variation non génétique chez les diploïdes est importante une sélection par familles de demi-frères serait intéressante.

Il ne semble pas que la tétraploïdie exige une modification des méthodes de sélection. Pour notre matériel la sélection massale a été efficace. Une sélection par descendance demi-frères aurait peut-être un intérêt pour augmenter la précision, surtout pour des caractères sujets à d'importants effets non génétiques.

Une certaine consanguinité des parents peut mettre la variance additive mieux en valeur dans les croisements, mais un taux trop élevé risque de déprimer l'expression de la variabilité.

Par contre, l'évolution de la consanguinité particulière aux polyploïdes aura des incidences sur la façon de créer une variété. Si les parents

sélectionnés sont consanguins il faudra plus de générations de multiplication d'une synthétique, ou des variétés hybrides plus complexes. Pour une variété synthétique il faudra plus de gènes différents pour maintenir un niveau donné d'hétérozygotie à l'équilibre.

Ces informations permettent le mieux de valoriser un matériel tétraploïde récemment créé. Nous avons cru apercevoir une certaine évolution de l'organisation de la variation génétique. Dans un deuxième temps le sélectionneur disposera d'une population équilibrée et adaptée, plus indépendante des diploïdes, dont la génétique méritera une nouvelle étude.

-:-:-:-:-:-

BIBLIOGRAPHIE

AHLOOWALIA, B.S., 1967a - Colchicine induced polyploids in ryegrass. Euphytica 16, 49-60.

AHLOOWALIA, B.S., 1967b - Chromosome association and fertility in tetraploid ryegrass. Genetica 38, 471-484.

AHLOOWALIA, B.S., 1971a - Frequency, origin and survival of aneuploids in tetraploid ryegrass. Genetica 42, 129-138.

AHLOOWALIA, B.S., 1971b - Performance of diploid varieties and their tetraploid progenies in perennial ryegrass. Ir. Jl agric. Res. 10, 333-340.

AHUJA, Y.R., 1968 - Estimation of missing values in a diallel cross. Ind. Jl Genet. Pl. Breed 28, 305-312.

ARNOTT, R.A., 1975 - A quantitative analysis of the endosperm-dependent seedling growth in grasses. Ann. Bot. 39, 757-765.

BARCLAY, P.C. et ARMSTRONG, J.M., 1966 - Certains aspects of chromosome number and seed size in induced tetraploid pasture plants. Proc. 10th Int. Grasslands Congr., 667-671.

BARCLAY, P.C. et VARTHA, E.W., 1966 - Grasslands "4707" : a new tetraploid Western Wolths ryegrass. Proc. 28 th Conf. N.Z. Grasslands Assoc., 184-194.

BEDDOWS, A.R., BREESE, E.L. et LEWIS, B., 1962 - The genetic assessment of heterozygous breeding material by means of a diallel cross. 1. Description of parents, self and cross-fertility and early seedling vigour. Heredity 17, 501-512.

BEEVERS, L. et COOPER, J.P., 1964 - The influence of temperature on growth and metabolism of ryegrass seedlings. 1. Seedling growth and yield components. Crop Sci. 4, 139-143.

BERNINGER, E., 1967 - Contribution à l'étude des modalités d'expression de l'hétérosis chez les autotétraploïdes. Ann. Amélior. Plantes 17, 93-104.

BORRILL, M., TYLER, B. et LLOYD-JONES, M., 1971 - Studies in Festuca. 1. A chromosome atlas of bovinae and scariosae. Cytologia 36, 1-14.

BOSEMARK, N.O., 1957 - On accessory chromosomes in Festuca pratensis. 5. Influence in fertility and vegetative development. Hereditas 43, 211-235.

BOUFFETTE, A.R., 1966 - Contribution mathématique à la génétique des tétraploïdes. Thèse doctorat 3ème cycle, Fac. Sci. Lyon.

./.

BOUFFETTE, J., 1966 - Expression de la covariance génotypique chez les tétraploïdes. Thèse doctorat 3ème cycle, Fac. Sci. Lyon.

BREESE, E.L., 1973 - Genetic architecture and adaptation in grasses with special reference to Lolium. Atti Acad. Sci. Ist. Bologna ; Sci. Fis. ; Anno 261°, III. 1, 73-81.

BREESE, E.L. et HAYWARD, M.D., 1970 - The genetic basis of present breeding methods in forage crops. Eucarpia, Fodder Crops Section, Lusignan, September 1970, 39-53 ; repris dans Euphytica (1972) 21, 324-336.

BREESE, E.L., HAYWARD, M.D. et THOMAS, A.C., 1965 - Somatic selection in perennial ryegrass. Heredity 20, 367-379.

BREESE, E.L. et MATHER, K. 1960 - The organisation of polygenic activity within a chromosome in Drosophila. 2. Viability. Heredity 14, 375-401.

BUSBICE, T.H. et WILSIE, C.P., 1966 - Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to Medicago sativa L. Euphytica 15, 52-67.

CHASE, S.S., 1963 - Analytic breeding in Solanum tuberosum L. A scheme utilizing parthenotes and other diploid stocks. Can. J. Genet. Cytol. 5, 359-363.

CHASE, S.S., 1964 - Analytic breeding of amphidiploid plant varieties. Crop Sci. 4, 334-337.

CHI, R.K., EBERHART, S.A. et PENNY, L.H., 1969 - Covariances among relatives in a maize variety (Zea mays L.). Genetics 63, 511-520.

COCKS, P.S. et DONALD, C.M., 1973 - The early vegetative growth of two annual pasture grasses (Hordeum leporinum Link. and Lolium rigidum Gaud.) Aust. Jl agric. Res. 24, 11-19.

COOPER, J.P., 1959a - Selection and population structure in Lolium. 1. The initial populations. Heredity 13, 317-340.

COOPER, J.P., 1959b - Selection and population structure in Lolium. 2. Genetic control of date of ear emergence. Heredity 13, 445-459.

COOPER, J.P., 1959c - Selection and population structure in Lolium. 3. Selection for date of ear emergence. Heredity 13, 461-479.

COOPER, J.P., 1960 - Selection and population structure in Lolium. 4. Correlated response to selection. Heredity 14, 229-246.

COOPER, J.P. et EDWARDS, K.J.R., 1961 - The genetic control of leaf development in Lolium. 1. Assessment of genetic variation. Heredity 16, 63-82.

./.

CORKILL, L., 1956 - The basis of synthetic strains of cross pollinated grasses. Proc. 7 th Int. Grasslands Congr., 427-436.

CREMADES, P. et BEAN, E.W., 1975 - Inflorescence development and seed production in Lolium spp. x Festuca pratensis hybrids. J. agric. Sci., Camb. 85, 301-307.

DARLINGTON, C.D. et MATHER, K., 1949 - "The elements of genetics". Allen & Unwin, London.

DAWSON, C.D.R., 1941 - Tetrasomic inheritance in Lotus corniculatus L. J. Genet. 43, 49-72.

De LAUTOUR, G., 1960 - A leaf squash technique for chromosome studies in grasses. N.Z. Jl Sci. 3, 293-297.

DEMARLY, Y., 1963 - Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. Thèse, Fac. Sci., Paris ; Ann. Amélior. Plantes 13, 307-400.

DEMARLY, Y., 1968 - La sélection des variétés synthétiques. Eucarpia, General Congress, Milan, September 1968, 269-295.

DEMARLY, Y., 1970 - Genetic comparisons in di and tetraploids. Eucarpia, Fodder Crops Section, Lusignan, September 1970, 9-37.

DEMARLY, Y., 1971 - Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. Eucarpia, Medicago sativa group, Lodi, September 1971, 5-40 ; Repris dans Ann. Amélio. Plantes (1972) 22, 187-200.

DESSUREAUX, L. 1959 - Introduction to the autotetraploid diallel. Can. J. Genet. Cytol. 1, 94-101.

DEWEY, D.R., 1966 - Inbreeding depression in diploid, tetraploid and hexaploid crested wheatgrass. Crop Sci. 6, 144-147.

DEWEY, D.R., 1969 - Inbreeding depression in diploid and induced tetraploid crested wheatgrass. Crop Sci 9, 592-595.

DUMAS de VAULX, R., 1974 - Etude des possibilités d'utilisation de la polyploïdie dans l'amélioration du melon (Cucumis melo L.). Ann. Amélior. Plantes 24, 389-403.

DUNBIER, M.W., ESKEW, BINGHAM, E.T. et SCHRADER, L.E., 1975 - Performance of comparable diploid and tetraploid alfalfa : agronomic and physiological parameters. Crop Sci. 15, 211-214.

DUNN, G.M. et WRIGHT, A.J., 1970 - Performance of diallel crosses of Bromus inermis for forage yield. Crop Sci. 10, 56-58.

./.

EASTON, H.S., 1973 - Performance of aneuploids in an autotetraploid ryegrass population. N.Z. Jl agric. Res. 16, 35-37.

EASTON, H.S., 1975 - Comparison of artificial tetraploids with isogenic diploids in meadow fescue. Eucarpia, Fodder Crops Section, Zurich, April 1975, 39-42.

EDWARDS, K.J.R., 1967a - Developmental genetics of leaf formation in Lolium. 1. Basic patterns of leaf development in Lolium multiflorum and L. perenne. Genet. Res. 9, 233-245.

EDWARDS, K.J.R., 1967b - Developmental genetics of leaf formation in Lolium. 2. Analysis of selection lines. Genet. Res. 9, 247-257.

EDWARDS, K.J.R., 1970 - Developmental genetics of leaf formation in Lolium. 3. Inheritance of a developmental complex. Genet. Res. 16, 17-28.

EDWARDS, K.J.R. et COOPER, J.P., 1963 - The genetic control of leaf development in Lolium. 2. Response to selection. Heredity 18, 307-317.

EDWARDS, K.J.R. et EMARA, Y.A., 1970 - Variation in plant development within a population of Lolium multiflorum. Heredity 25, 179-194.

EMARA, Y.A., 1970a - Non-persistence of maternal effects in Lolium multiflorum L. Can. J. Genet. Cytol. 12, 302-306.

EMARA, Y.A., 1970b - The validity of using the mutual bagging technique in quantitative genetic studies in Italian ryegrass. Can. J. Pl. Sci. 50, 517-520.

EMARA, Y.A. et EDWARDS, K.J.R., 1971 - Developmental studies of heterosis and non-allelic interaction in Lolium multiflorum. Heredity 26, 195-202.

EMECZ, T.I., BAILEY, T.S. et MALINOVSZKY, L.K., 1975 - Effects of induced polyploidy on variability in certain physiological features of agronomic value as assessed in grasses. Eucarpia, Fodder Crops Section, Zurich, April 1975, 34-38.

ENGLAND, F., 1974 - A general approximate method for fitting additive and specific combining abilities to the diallel cross with unequal numbers of observations in the cells. T.A.G. 44, 378-380.

ESSAD, S., 1956 - Analyse cytogénétique de deux amphidiploïdes Lolium perenne L. x Festuca pratensis Huds. C.R. Acad. Sci. 243, 670-672.

ESSAD, S., 1957 - La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. Ann. Amélior. Plantes 7, 199-226.

ESSAD, S., 1962 - Etude génétique et cytogénétique des espèces Lolium perenne L., Festuca pratensis Huds et de leurs hybrides. Ann. Amélior. Plantes 12 n° hors série.

./.

EVANS, P.S., 1967 - Aspects of growth and morphology of seedlings of a diploid and tetraploid Western Wolths ryegrass (Lolium multiflorum Lam. var. westerwoldicum). N.Z. Jl Bot. 5, 203-210.

FALCONER, D.S., 1964 - "Introduction to quantitative genetics". Oliver & Boyd, Edinburgh & London.

FEJER, S.O., 1960 - Selection for high and low productivity in perennial ryegrass (Lolium perenne L.). 1. Heritability study of early generations. N.Z. Jl agric. Res. 3, 764-771.

FISHER, R.A., 1918 - The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 52, 399-433.

FISHER, R.A., 1947 - The theory of linkage in polysomic inheritance. Philos. Trans. Roy. Soc. London, B 233, 55-87.

GALLAIS, A. 1963 - Contribution à l'étude du développement des graminées fourragères : Structure et fonctionnement de l'apex. D.E.S. Sci. Nat., Fac. Sci. Poitiers.

GALLAIS, A., 1967 - Moyennes des populations tétraploïdes. Ann. Amélior. Plantes 17, 215-227.

GALLAIS, A., 1968 - Phyllotaxie et port chez les graminées. Preuves de la dorsiventralité dans le fonctionnement de l'apex végétatif. J. Agric. trop. Bot. appl. 15, 16-28.

GALLAIS, A., 1970 - Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires. Biométrie - Praximétrie 11, 51-80.

GALLAIS, A., 1972 - Competition and breeding for yield in cocksfoot. Eucarpia, Fodder Crops Section, Dublin, September 1972, 201-232.

GALLAIS, A., 1974a - Covariances between arbitrary relatives in autotetraploids with panmictic disequilibrium. Genetics 76, 587-600.

GALLAIS, A., 1974b - Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. Biometrics 30, 429-446.

GALLAIS, A., 1975 - Selection with truncation in autotetraploids. Comparison with diploids. T.A.G. 46, 387-394.

GALLAIS, A., 1976a - Sur la signification de l'aptitude générale à la combinaison. Ann. Amélior. Plantes 26, 1-13.

GALLAIS, A., 1976b - An experimental check of quantitative genetics on an autotetraploid plant, Medicago sativa, with special reference to the identity by descent relationship. Int. Conf. Quant. Gen., Iowa State Univ., August 1976.

./.

GARRETSON, F. et KEULS, M., 1973 - Analysis of genetic variation in an incomplete diallel cross experiment on germinating dates of tulips. Eucarpia, Biometrics in Plant. Br. Section, Hanover, February 1973, 24-35.

GILBERT, N. 1967 - Additive combining abilities fitted to plant breeding data. Biometrics 23, 45-49.

GILLES, A. et RANDOLPH, L.F., 1951 - Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of ten years. Amer. J. Bot. 38, 12-17.

GILLET, M., 1969 - Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles : Festuca pratensis Huds. 1. Construction de la touffe. Ann. Amélior. Plantes 19, 107-149.

GILLET, M., 1970 - Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles : Festuca pratensis Huds. Thèse, Fac. Sci., Poitiers.

GILLET, M. et JADAS-HECART, J., 1970 - Sélection appliquée. La fétuque des prés. Dans "Travaux de la Station d'Amélioration des Plantes Fourragères de Lusignan (INRA) 1962 - 1968". Fourrages 41, 152-153.

GILLET, M. et TINCHANT, D. 1963 - Note sur un aspect de la morphologie de quelques graminées. Ann. Amélior. Plantes 14, 309-315.

GILLOIS, M., 1964 - La relation d'identité en génétique. Thèse, Fac. Sci., Paris.

GREGORY, R.P., 1914 - On the genetics of tetraploid plants in Primula sinensis. Proc. Roy. Soc. London B 87, 484-492.

GRIFFING, B. (1956) - A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10, 31-50.

GRIFFITHS, D.J. et PEGLER, R.A.D., 1966 - Cross fertilisation between diploid and tetraploid ryegrass. J. Brit. Grasslands Soc. 21, 162-166.

GRIFFITHS, D.J., PEGLER, R.A.D. et THONGCHAI TONGUTHAISRI, 1971 - Cross compatability between diploid and tetraploid perennial ryegrass (Lolium perenne L.). Euphytica 20, 141-152.

GUL HOSSAIN, M. et MOORE, K. 1975 - Selection in tetraploid rye. 1. Effects of selection on the relationship between seed-set, meiotic regularity and plant vigour. Hereditas 81, 141-152.

GUY, P., 1970 - Structure génotypique d'un hybride autotétraploïde multiplié en panmixie. 1. Expression théorique des principaux paramètres et de la structure génotypique d'une plante et d'une population hybride. Ann. Amélior. Plantes 20, 263-295.

GUY, P., 1972 - Structure génotypique d'un hybride autotétraploïde multiplié en panmixie. 2. Eléments de généralisation. Ann. Amélior. Plantes 22, 239-261.

GUY, P. et GENIER, G., 1967 - Structure et évolution au cours des générations de multiplication en panmixie d'un hybride autotétraploïde. Ann. Amélior. Plantes, 17, 277-290.

HALDANE, J.B.S., 1930 - Theoretical genetics of polyploids. J. Genetics 22, 359-372.

HARLAN, J.R. et De WET, J.M.J., 1975 - On O Winge and a prayer : The origins of polyploidy. Bot. Rev. 41, 361-390.

HARTLEY, H.O., 1967 - Expectations, variances and covariances of Anova mean squares by "synthesis". Biometrics 23, 105-114.

HAYES, P. 1975 - The influence of seed weight on seedling growth in perennial ryegrass, tall fescue and yorkshire fog. Record agric. Res. 23, 33-43.

HAYMAN, B.I., 1954a - The analysis of variance of diallel crosses. Biometrics 10, 235-244.

HAYMAN, B.I., 1954b - The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39, 789-809.

HAYMAN, B.I., 1955 - The description and analysis of gene action and interaction. Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol. 20, 79-86.

HAYMAN, B.I., 1958 - The theory and analysis of diallel crosses : II. Genetics 43, 63-85.

HAYWARD, M.D., 1967 - The genetic organisation of natural populations of Lolium perenne. 2. Inflorescence production. Heredity 22, 105-116.

HAYWARD, M.D., 1975 - Indirect selection for productivity in Lolium perenne. Report of the Welsh Plant Breeding Station for 1974, 15-16.

HAYWARD, M.D. et BREESE, E.L., 1966 - The genetic organisation of natural populations of Lolium perenne. 1. Seed and seedling characters. Heredity 21, 287-304.

HAYWARD, M.D. et BREESE, E.L., 1968 - The genetic organisation of natural populations of Lolium perenne. 3. Productivity. Heredity 23, 357-368.

HAYWARD, M.D. et LAWRENCE, T., 1970 - Genetic control of variation in a selected population of Lolium perenne. Can. J. Genet. Cytol. 12, 806-815.

./.

HAYWARD, M.D. et LAWRENCE, T., 1972 - The inter-relationship of genetic and maternal control in a selected population of Lolium perenne. Can. J. Genet. Cytol. 14, 601-607.

HAYWARD, M.D. et NSOWAH, G.F., 1969 - The genetic organisation of natural populations of Lolium perenne. 4. Variation within populations. Heredity 24, 521-528.

HAZARIKA, M.H. et REES, H., 1967 - Genotypic control of chromosome behaviour in rye. 10. Chromosome pairing and fertility in autotetraploids. Heredity 22, 317-332.

HILL, H.D. et MYERS, W.M., 1944 - Isolation of diploid and tetraploid clones from mixoploid plants. J. Heredity 35, 359-361.

HILL, R.R., 1964 - Estimates of genetic variance in autotetraploid alfalfa. Thèse, Cornell University.

HILL, R.R., 1971a - Selection in autotetraploids. T.A.G. 41, 181-186.

HILL, R.R., 1971b - Effect of number of parents on the mean and variance of synthetic varieties. Crop Sci. 11, 283-286.

HILL, R.R., 1976 - Response to inbreeding in alfalfa populations derived from single clones. Crop Sci. 16, 237-241.

HUNT, L.A. et BROUGHAM, R.W., 1966 - Some aspects of growth in an undefoliated stand of Italian ryegrass. J. appl. Ecol. 3, 21-28.

JADAS-HECART, J., 1975 - Les micro-essais. Dans "Recherches sur les plantes fourragères, INRA-Lusignan (1969-1971)". Fourrages 41 (suppl.), 41-42.

JADAS-HECART, J. et GILLET, M., 1964 - Note sur la tétraploïdie de quelques populations de Festuca arundinacea Schreb. Ann. Amélior. Plantes 14, 317-318.

JAUHAR, P., 1970 - Chromosome behaviour and fertility of the raw and evolved synthetic tetraploids of pearl millet Pennisetum typhoides Spapf. & Hubb. Genetica 41, 407-424.

JAUHAR, P., 1975 - Genetic control of diploid-like meiosis in hexaploid tall fescue. Nature 254 : 5501, 595-597.

JENKIN, T.J., 1933 - Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. 1. Initial crosses. J. Genet. 28, 205-264.

./.

JENKIN, T.J., 1955 - Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. 2. Lolium perenne and Festuca pratensis with reference to Festuca loliacea. J. Genet. 53, 379-441.

JEWISS, O.R., 1965 - Morphological and physiological aspects of the growth of grasses during the vegetative phase. Dans "Growth of cereals and grasses". Ed. Milthorpe & Ivins. 12e Easter School agric. Sci., Univ. Nottingham.

JINKS, J.L. 1956 - The F_2 and backcross generations from a set of diallel crosses. Heredity 10, 1-30.

KALTON, R.R. et LEFFEL, R.C., 1955 - Evaluation and combining ability in relation to the diallel crossing system. 3. General and specific effects. Agron. J. 47, 370-373.

KEMPTHORNE, O., 1954 - The correlations between relatives in a random mating population. Proc. Roy. Soc. London B 143, 103-113.

KEMPTHORNE, O., 1955 - The correlations between relatives in a simple autotetraploid population. Genetics 40, 168-174.

KEMPTHORNE, O., 1957 - "An introduction to genetic statistics". Wiley & Sons.

KHATIB-CHAHIDI, H., 1966 - Contribution à l'étude génétique et cytogénétique de Lolium perenne L., Festuca pratensis Huds. et de leurs descendances issues de croisements en retour.
Thèse Doct. Ing., Fac. Sci. Paris.

KHOSROWCHAHLI, M., 1974 - Etude comparée des structures diploïdes et tétraploïdes chez la luzerne cultivée, Medicago sativa L.
Thèse Doct. Ing., Univ. Paris-Sud.

KILLICK, R.J., 1971 - The biometrical genetics of autopolyploids. 1. Generations derived from a cross between two pure lines. Heredity 27, 331-346.

KNEEBONE, W.R., 1972 - Breeding for seedling vigor. Dans "The biology and utilization of grasses". Ed. Younger, Mckell, Academic Press.

LANGER, R.H.M., 1958 - A study of growth in swards in timothy and meadow fescue. 1. Uninterrupted growth. J. agric. Sci., Camb. 51, 347-352.

LANGER, R.H.M., RYLE, S.M. et JEWISS, O.R., 1964 - The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue. Plant survival and the pattern of Lillering. J. appl. Ecol. 1, 197-208.

LATTER, B.D.H., 1965 - Quantitative genetic analysis in Phalaris tuberosa. 1. The statistical theory of open pollinated progenies.
Genet. Res. 6, 360-370.

LATTER, B.D.H., 1971 - Quantitative genetic analysis in Phalaris tuberosa. 3. Maternal effects on seedling growth and development. Genet. Res. 18, 245-253.

LERNER, J.M. 1954 - "Genetic Homeostasis". Oliver & Boyd.

LEVINGS, C.S., DUDLEY, J.W. et ALEXANDER, D.E., 1967 - Inbreeding and crossing in autotetraploid maize. Crop Sci. 7, 72-73.

LEWIS, J., 1966 - The relationship between seed yield and associated characters in meadow fescue (Festuca pratensis). J. agric. Sci., Camb. 67, 243-248.

LEWIS, J., 1974 - Aspects of seed production and varietal development in Festuca pratensis L. Proc. 12th Int. Grasslands Congr., Section Plant Intr., Breed and Seed Prod., 194-207.

LEWIS, K.R., 1967 - Polyploidy and plant improvement. The Nucleus 10, 99-110.

LI, C.C., 1957 - The genetic variance of tetraploids with two alleles. Genetics 42, 583-592.

LICHTER, R., 1975 - Genetical aspects of different ploidy levels, especially autotetraploids with cross-pollinating plants. Eucarpia, Fodder Crops Section, Zurich, April 1975, 21-33.

LINDSTROM, E.W., 1935 - Segregation of quantitative genes in tetraploid tomato hybrids as evidence for dominance relations of size characters. Genetics 20, 1-11.

LUNDQVIST, A., 1961 - Self incompatibility in Festuca pratensis Huds. Hereditas 47, 542-562.

LUNDQVIST, A., 1966 - Heterosis and inbreeding depression in autotetraploid rye. Hereditas 56, 317-366.

MAITRE, J.P., 1975 - Preliminary analyses of the associative ability in some diploid and tetraploid red clover. Eucarpia, Fodder Crops Section, Zurich, April 1975, 113-116.

MALECOT, G., 1948 - "Les mathématiques de l'hérédité". Masson & Cie.

MANSAT, P., 1970 - Utilisation de la polyploïdie induite. Méthode de création de cultivars polyploïdes. Dans "Travaux de la Station d'Amélioration des Plantes Fourragères de Lusignan (INRA) 1962-1968". Fourrages 41, 152-153.

./.

MANSAT, P., 1975 - Utilisation de la polyploïdie : Etude de l'effet du doublement du nombre de chromosomes sur les relations entre gènes. Dans "Recherches sur les plantes fourragères, INRA - Lusignan (1969-1971)". Fourrages 62 (suppl.), 20.

MANSAT, P., PICARD, J. et BERTHOU, F., 1966 - Value of selection at diploid level before tetraploidization. Proc. 10th Int. Grasslands Congr., 671-676.

MATHER, K., 1935 - Deductional and equational separation of the chromosomes in bivalents and multivalents. J. Genet. 30, 53-78.

MATHER, K., 1936 - Segretation and linkage in autotetraploids. J. Genet. 32, 287-314.

MATHER, K., 1949 - "Biometrical genetics". Methuen & Co.

MATHER, K. et JINKS, J.L., 1971 - "Biometrical genetics". 2e ed., Chapman & Hall.

McWILLIAM, J.R. et LATTER, B.D.H., 1970 - Quantitative genetic analysis in Phalaris and its breeding implications. T.A.G. 40, 63-72.

MISHRA, S.N. et DROLSOM, P.N., 1972 - Performance of diallel cross progenies for certain morphological traits in Bromus inermis Leyss. Crop Sci. 12, 497-499.

MITCHELL, K.J., 1953a - The influence of light and temperature on the growth of ryegrass (Lolium spp). 1. Pattern of vegetative development. Phys. Plant. 6, 21-46.

MITCHELL, K.J., 1953b - Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (Lolium spp). 2. The control of lateral but development. Phys. Plant. 6, 425-443.

MITCHELL, K.J., 1956 - The influence of light and temperature on the growth of pasture species. Proc. 7th Int. Grasslands Congr., 58-67.

MITCHELL, K.J. et LUCANUS, R., 1962 - Growth of pasture species under controlled environment. 3. Growth at various levels of constant temperature with 8 and 16 hours of uniform light per day. N.Z. Jl agric. Res. 5, 135-144.

MORGAN, W.G., 1976 - A technique for the production of polyploids in grasses. Euphytica 25, 443-446.

MORRISON, J.W. et RAJHATHY, T., 1960 - Frequency of quadrivalents in autotetraploid plants. Nature 187, 528-530.

./.

MULLER, H.J., 1914 - A new mode of segregation in Gregory's tetraploid primulas. Am. Nat. 48, 508-512.

MUNTZING, A., 1932 - Cytogenic investigations on synthetic Galeopsis Tetrahit. Hereditas 15, 105-154.

MUNTZING, A., 1936 - The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas 21, 263-378.

MUNTZING, A., 1937 - The effects of chromosomal variation in Dactylis. Hereditas 23, 113-235.

MYERS, W.M., 1939 - Colchicine induced tetraploidy in perennial ryegrass. J. Heredity 30, 499-504.

MYERS, W.M., 1945 - Meiosis in autotetraploid Lolium perenne in relation to chromosomal behaviour in autopolyploids. Bot. Gaz. 108, 304-316.

NICHOLLS, A.O. et CALDER, D.M., 1973 - Comments on the use of regression analysis for the study of plant growth. New Phytol. 72, 571-581.

NILSSON, F.R., 1934 - Studies in fertility and inbreeding in some herbage grasses. Hereditas 19, 1-162.

NITZSCHE, W. 1972 - Deutsches Weidelgras (Lolium perenne L.) aus Kreuzungen zwischen Wiesenschwingel (Festuca pratensis Huds.) und Welschem Weidelgras (Lolium multiflorum Lam.). Thèse, Hohen Landwirtschaftlichen Fakultät, Friederich - Wilhelms - Univ., Bonn ;
voir aussi Z. Pflanz. 71 (1974), 97-116.

OBAJMI, A.O. et BINGHAM, E.T., 1973 Inbreeding cultivated alfalfa in one tetraploid - haploid - tetraploid cycle : effects on morphology, fertility and cytology. Crop Sci. 13, 36-39.

ODINTSOVA, I.G., 1971 - Importance of the characteristics of the initial material for the properties of artificial tetraploids of red clover. Russe. Abstracte dans P.B.A. 43 : 3 (1973), 163, n° 1993.

OPSAHL, B., 1964 - Contributions to the breeding methods of timothy (Phleum pratense L.). Scientific reports Agric. Coll. Norway, n° 43.

PARKER, P.F., 1968 - Genetic variability in diploid Dactylis. 1. Cross compatibility and seedling characters. Heredity 23, 279-300.

PANDEY, K.K., 1956 - Studies in tetraploids of linseed (Linum usitatissimum L.). 1. Growth rate. Lloydia 19, 120-128.

./.

PATEL, A.S. et COOPER, J.P., 1961 - The influence of seasonal changes in light energy on leaf and tiller development in ryegrass, timothy and meadow fescue. J. Brit. Grasslands Soc. 16, 299-308.

PEARSON, K., 1903 - On a generalised theory of alternative inheritance, with special reference to Mendel's laws. Phil. Trans 203 A, 53-87.

PICARD, J., 1975 - Some results in tetraploid red clover breeding. Value of breeding work done at the diploid level.
Eucarpia, Fodder Crops Section, Zurich, April, 1975.

PICARD, J. et BERTHAUT, J., 1966 - Fertility problems in autotetraploid red clover, an insight into the efficiency of selection at the diploid level. Proc. 10th Int. Grasslands Congr., 664-666.

RANDOLPH, L.F., 1942 - The influence of heterozygosis on fertility and vigor in autotetraploid maize. Genetics 27, 163.

RAO, C.R., 1965 - "Linear statistical inference and its applications". Wiley & Sons.

RAO, J.K.N., 1965 - On expectations, variances and covariances of Anova mean squares by "synthesis". Biometrics 24, 963-978.

RAWLINGS, J.O. et COCKERHAM, C.C., 1962 - Analysis of double cross hybrid populations. Biometrics 18, 229-244.

REES, H. et DALE, P.J., 1974 - Chiasmata and variability in Lolium and Festuca populations. Chromosoma, Berl. 47, 335-351.

RHODES, I., 1969 - The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (Lolium spp).
1. Leaf length. J. agric. Sci., Camb. 73, 315-319.

RHODES, I., 1973 - The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (Lolium spp.). 3. Spaced plant characters, their heritabilities and relationship to sward yield.
J. agric. Sci., Camb. 80, 171-176.

RICE, J.S. et DUDLEY, J.W., 1974 - Gene effects responsable for inbreeding depression in autotetraploid maize. Crop Sci. 14, 390-393.

ROBERTSON, A., 1963 - Some comments on quantitative genetic theories.
Dans "Statistical genetics and plant breeding".
Ed. Hanson & Robinson, N.A.S., N.R.C.

ROBISON, L.R. et THOMAS, H.L., 1963 - Combining ability for seedling vigor in Bromus inermis Leyss. Crop Sci. 3, 358-359.

./.

ROBSON, M.J., 1973 - The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. 1. Leaf growth and dry weight change as related to the ceiling yield of a seedling sward. Ann. Bot. 37, 487-500.

ROWE, P.R., 1967a - Performance of diploid and vegetatively doubled clones of Phureja-haploid tuberosum hybrids. Am. Potato J. 44, 195-203.

ROWE, P.R., 1967b - Performance and variability of diploid and tetraploid potato families. Am. Potato J. 44, 263-271.

SCHEFFE, H., 1959 - "The analysis of variance". Wiley & Sons.

SCHNELL, F.W., 1973 - Modèles génétiques en vue de l'analyse de l'heredité à facteurs multiples des plantes cultivées.
Acta Univ. Agric. 21, 229-242 ; traduction I.N.R.A.

SIMONSEN, Ø., 1973 - Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of Lolium perenne L. Hereditas 75, 157-188.

SIMONSEN, Ø., 1975 - Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of Festuca pratensis. Hereditas 79, 73-108.

SJØSETH, H., 1959 - Studies on winter hardiness in red clover (Trifolium pratense) and winter rye (Secale cereale). Genet. Agr. 11, 160-172.

SPECKMAN, G.J., POST, J. et DIJKSTRA, H., 1965 - The length of stomata as an indicator for polyploidy in ryegrasses. Euphytica 14, 225-240.

SPICKETT, S.G. et THODAY, J.M., 1966 - Regular responses to selection. 3. Interaction between located polygenes. Genet. Res. 7, 96-121.

SPRAGUE, G.F. et TATUM, L.A., 1942 - General vs specific combining ability in single crosses of corn. J. Amer. Soc. Agron. 34, 923-932.

STANFORD, E.H., 1959 - The zebra leaf character in alfalfa and its dosage dominance relationship. Agron. J. 51, 274-277.

STEBBINS, G.L., 1947 - Types of polyploids : their classification and significance. Adv. Genet. 1, 403-429.

STEBBINS, G.L., 1950 - "Variation and evolution in plants".
Columbia Univ. Press.

STEBBINS, G.L., 1956 - Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. Brookhaven Symp. Biol. 9, 37-52.

STUBER, C.W. et MOLL, R.H., 1974 - Epistasis in maize (Zea mays L.) 4. Crosses among lines selected for superior intervarietal single cross performance. Crop Sci. 14, 314-317.

./.

SULLIVAN, J.T. et MYERS, W.M. 1939 - Chemical composition of diploid and tetraploid Lolium perenne L. J. Amer. Soc. Agron. 31, 869-871.

SYBENGA, J., 1969 - Allopolyploidisation of autopolyploids. 1. Possibilities and limitations. Euphytica 18, 355-371.

SYBENGA, J. 1973 - Allopolyploidisation of autopolyploids. 2. Manipulation of the chromosome pairing system. Euphytica 22, 433-444.

THODAY, J.M., 1961 - Location of polygenes. Nature 191, 368-370.

THOMAS, R.L., 1966 - The influence of seed weight on seedling vigour in Lolium perenne. Ann. Bot. 30, 111-121.

THOMAS, R.L., 1967 - Interpopulation variation in perennial ryegrass. 1. Population means. Heredity 22, 481-498.

THOMAS, R.L., 1969a - Interpopulation variation in perennial ryegrass. 2. Population variance components. Heredity 24, 85-90.

THOMAS, R.L., 1969b - Interpopulation variation in perennial ryegrass. 3. Interaction of heritable and environmental variation. Heredity 24, 91-100.

THOMAS, R.L., 1973 - Analysis of variation in growth habit of Lolium populations. Ann. Bot. 37, 481-486.

TOME, G.A. et JOHNSON, I.J., 1945 - Self - and cross - fertility relationships in Lotus corniculatus L. and Lotus tenuis Wald & Kit. J. Amer. Soc. Agron. 37, 1011-1023.

TORRIE, J.H., 1957 - Evaluation of general and specific combining ability in perennial ryegrass (Lolium perenne L.). N.Z. Jl Sci Tech. A 38, 1025-1035.

TOWNSEND, C.E. et REMMENGA, E.E., 1968 - Inbreeding in tetraploid alsike clover, Trifolium hybridum L. Crop Sci. 8, 213-217.

Van BOGAERT, G. 1975 - A comparison between colchicine induced tetraploid and diploid cultivars of Lolium species. Eucarpia, Fodder Crops Section, Zurich, April 1975, 61-73.

VESTED, R. 1960 - The effect of induced autotetraploidy on resistance to clover rot (Sclerotinia trifoliorum Erkss.) in red clover. Euphytica 9, 35-38.

WEXELSON, H., AASTVEIT, K. et BRAGDØ, M., 1961 - Some data on selection in tetraploid rye. Euphytica 10, 244-256.

./.

WIT, F., 1958 - Tetraploid Italian ryegrass (Lolium multiflorum Lam.). Euphytica 7, 47-58.

WIT, F., 1959 - Chromosome doubling and the improvement of grasses. Genet. Agr. 11, 97-115.

WIF, F. et SPECKMAN, G.J., 1954 - Breeding of tetraploid ryegrasses. Proc. European Grasslands Conf., Paris, 75-79.

WIT, F. et SPECKMAN, G.J., 1955 - Tetraploid Westerwolths ryegrass. Euphytica 4, 245-253.

WRIGHT, A.J., 1975 - Phenotypic selection in autotetraploids. Heredity 35, 282-286.

WRIGHT, S., 1921 - Systems of mating. I - V. Genetics 6, 111-178.

WRIGHT, S., 1922 - The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. Bull. U.S.D.A. 1121.

WRIGHT, S. 1938 - The distribution of gene frequencies in populations of polyploids. P.N.A.S. 24, 372-377.

-:-:-:-:-:-:-:-:-:-

TABLEAUX ANNEXES.

TABLEAU A. 1

EFFECTIFS DES FAMILLES DU DIALLELE A PARTIR D'AUTOFECONDATIONS :
NOMBRE DE PLANTES.

Les chiffres correspondants de cases réciproques sont du même manchon.

DIPLOIDES

Parent femelle \ Parent mâle	1	2	3	5	6	7	8
1		11 12	16 11	13 10	10 12	10 12	11 12
2	10 10		16 13	14 18	16 3	11 14	12 13
3	6 9	1 9		3 21	8 -	10 11	24 -
5	17 6	- 14	8 12		15 6	11 8	2 -
6	14 12	12 10	8 16	5 13		12 8	11 12
7	13 12	14 9	10 13	17 10	10 12		24 -
8	12 12	12 9	4 -	7 -	11 12	24 -	

TETRAPLOIDES

Parent femelle \ Parent mâle	1	2	3	5	6	7	8
1		10 10	12 12	24 -	10 8	13 12	5 9
2	13 12		12 11	12 -	8 10	9 12	11 12
3	9 12	9 9		2 10	15 12	12 12	9 11
5	24 -	12 22	13 -		13 13	- -	24 -
6	21 5	11 14	8 11	17 -		12 7	14 12
7	12 10	12 5	12 9	12 -	12 10		16 -
8	13 10	12 12	16 8	20 -	10 7	12 14	

Les parents 1 et 2 n'ont pas participé aux croisements doubles et F_2.

TABLEAU A. 2

CROISEMENTS DOUBLES REALISES CHEZ LES TETRAPLOIDES

(3 x 5) (4 x 6)		
(3 x 4) (5 x 7)	(3 x 7) (4 x 5)	
(3 x 5) (4 x 8)	(3 x 8) (4 x 5)	
(3 x 4) (6 x 7)	(3 x 6) (4 x 7)	(3 x 7) (4 x 6)
(3 x 8) (4 x 6)		
(3 x 8) (4 x 7)		
(3 x 5) (6 x 7)	(3 x 6) (5 x 7)	

(3 x 8) (5 x 6)	(3 x 8) (5 x 7)
(3 x 8) (6 x 7)	(4 x 5) (6 x 7)
(4 x 8) (5 x 6)	(4 x 8) (5 x 7)
(4 x 8) (6 x 7)	(5 x 7) (6 x 8)

TABLEAU A. 3

FAMILLES F_2 REALISEES CHEZ LES TETRAPLOIDES

(3 x 4)	(3 x 5)
(3 x 7)	(3 x 8)
(4 x 6)	(4 x 8)
(5 x 7)	(6 x 7)

Le parent 4 n'a pas participé au diallèle à partir des autofécondations.